

Série A, n° 918
N° d'ordre : 1739

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

JEAN TURCHINI

LICENCIÉ ÈS SCIENCES NATURELLES

DOCTEUR EN MÉDECINE

PRÉPARATEUR D'HISTOLOGIE A LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

LAURÉAT DE L'INSTITUT

1^{re} THÈSE. — Contribution à l'étude de l'Histologie comparée de la cellule rénale. L'excrétion urinaire chez les Mollusques.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 12 mai 1923 devant la Commission d'examen

MM. PÉREZ, *Président.*

DEREIMS } *Examineurs.*
COMBES }

PARIS

LIBRAIRIE OCTAVE DOIN

GASTON DOIN, EDITEUR

8, PLACE DE L'ODÉON, 8

1923



Digitized by the Internet Archive
in 2026

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

GÉOLOGIE. — Crétacé supérieur lacustre en France.

BOTANIQUE. — Cytologie des Cyanophycées.

VU ET APPROUVÉ :

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

M. MOLLIARD

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

P. APPELL

Série A, n° 918
N° d'ordre : 1739

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

JEAN TURCHINI

LICENCIÉ ÈS SCIENCES NATURELLES

DOCTEUR EN MÉDECINE

PRÉPARATEUR D'HISTOLOGIE A LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

LAURÉAT DE L'INSTITUT

1^{re} THÈSE. — Contribution à l'étude de l'Histologie comparée de la cellule rénale. L'excrétion urinaire chez les Mollusques.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 2 avril 1923 devant la Commission d'examen

MM. PÉREZ, *Président.*

DEREIMS } *Examineurs.*
COMBES }

PARIS

LIBRAIRIE OCTAVE DOIN

GASTON DOIN, EDITEUR

8, PLACE DE L'ODÉON, 8

1923

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen MOLLIARD, *Professeur*, Physiologie végétale.

Doyen honoraire .. P. APPELL.

*Professeurs
honoraires.*

P. PUISEUX.
VÉLAIN.
BOUSSINESQ.
PRUVOT.

Professeurs

ÉMILE PICARD	Analyse supérieure et algèbre supérieure.
KÉNIGS	Mécanique physique et expérimentale.
GOUSAT	Calcul différentiel et calcul intégral.
HALLER	Chimie organique.
JOANNIS	Chimie (Enseignement P. C. N.)
JANET	Electrotechnique générale.
WALLERANT	Minéralogie.
ANDOYER	Astronomie.
PAINLEVÉ	Mécanique analytique et mécanique céleste.
HAUG	Géologie.
H. LE CHATELIER	Chimie générale.
Gabriel BERTRAND...	Chimie biologique.
M ^{me} Pierre CURIE ..	Physique générale et radioactivité.
CAULLERY	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
C. CHABRIÉ	Chimie appliquée.
G. URBAIN	Chimie minérale.
Émile BOREL	Calcul des probabilités et Physique mathém.
MARCHIS	Aviation.
Jean PERRIN	Chimie physique.
ABRAHAM	Physique.
CARTAN	Mécanique rationnelle.
Cl. GUICHARD	Géométrie supérieure.
LAPICQUE	Physiologie.
GENTIL	Géographie physique.
VESSIOT	Théorie des groupes et calcul des variations.
COTTON	Physique générale.
DRACH	Application de l'analyse à la géométrie.
C. FABRY	Physique.
Charles PÉREZ	Zoologie.
LÉON BERTRAND	Géologie appliquée et géologie régionale.
DANGEARD	Botanique (Enseignement P.C.N.).
LESPIEAU	Théories chimiques.
LEDUC	Physique théorique et physique céleste.
MONTEL	Mathématiques générales.
MAURAIN	Physique du globe.
WINTREBERT	Anatomie et Physiologie comparées.
N...	Botanique.
HÉROUARD	Zoologie.
Rémy PERRIER	Zoologie (Enseignement P.C.N.).
SAGNAC	Physique théorique et physique céleste.
RABAUD	Biologie expérimentale.
PORTIER	Physiologie.
BLAISE	Chimie organique.
PÉCHARD	Chimie (Enseignement P.C.N.).
AUGER	Chimie analytique.
M. GUICHARD	Chimie minérale.
GUILLET	Physique.

Secrétaire Daniel TOMBECK



A MON MAITRE,
MONSIEUR LE PROFESSEUR A. PRENANT.

AVANT-PROPOS

A mon maître, Monsieur le Professeur Prenant, Membre de l'Académie de Médecine, je dédie ce modeste travail. Il l'a inspiré et dirigé. Qu'il veuille bien l'accepter comme un faible témoignage de ma profonde reconnaissance et de ma très respectueuse affection.

J'ai fait de longs séjours au Laboratoire maritime de Luc-sur-Mer. J'ai reçu de son directeur, M. le professeur MERCIER, un charmant accueil et de précieux conseils. Je tiens à lui exprimer tous mes remerciements ainsi qu'à M. le professeur CUÉNOT, correspondant de l'Académie des Sciences. M. CUÉNOT, que j'eus la bonne fortune de rencontrer à Luc, m'a fait largement profiter de sa connaissance spéciale de l'appareil excréteur des Mollusques. Je n'oublierai pas de mentionner le chef des travaux du Laboratoire maritime, mon ami POISSON. Il m'a procuré avec son obligeance habituelle le matériel dont j'avais besoin.

Je garde une profonde gratitude à M. GUILLIERMOND, à M. le directeur ALEZAIS, à M. le professeur JOURDAN qui furent pour moi d'excellents maîtres et à M. DEREIMS qui s'est rappelé son ancien élève en consentant à faire partie de mon jury de thèse.

J'adresse à mes camarades du Laboratoire d'histologie

de la Faculté de Médecine de Paris et plus spécialement à mes amis le D^r VERNE, PARAT, MILLOT et MEYSENG un souvenir affectueux.

M. le professeur PÉREZ a bien voulu s'intéresser à mes recherches, m'envoyer à plusieurs reprises des animaux de Roscoff et me communiquer quelques-unes des préparations de sa collection personnelle. Il m'a fait enfin l'honneur d'accepter la présidence de cette thèse inaugurale. Je l'en remercie très vivement.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
DE
L'HISTOLOGIE COMPARÉE DE LA CELLULE RÉNALE.

L'EXCRÉTION URINAIRE CHEZ LES MOLLUSQUES.

INTRODUCTION

SOMMAIRE. — Définition de la cellule rénale. — Variétés de néphrocytes. — But et plan du présent mémoire.

Définition de la cellule rénale. — S'il est aisé de donner une définition morphologique de la cellule glandulaire, il est, dans la plupart des cas, impossible de distinguer ses variétés sans faire intervenir la notion de fonction et sans envisager par suite la nature du produit excrété. J'adopterai donc une définition physiologique de la cellule rénale ou néphrocyte, variété de cellule glandulaire à laquelle je consacre le présent mémoire.

Cette définition est délicate. Si l'on admet que la cellule rénale est celle qui débarrasse l'organisme des substances naturelles en excès ou des substances artificielles surajoutées, une infinité de cellules excrétrices deviennent

rénales et le concept est manifestement trop large. Si l'on pose que la cellule rénale est celle qui élimine les substances urinaires spécifiques, il faut indiquer ces substances d'une façon assez précise pour les définir, assez vague pour qu'aucune d'entre elles ne soit exclue par un concept trop étroit.

La chimie nous apprend que dans toute la série animale les substances spécifiques urinaires sont de deux sortes : les unes dérivent des nucléoprotéides et appartiennent au groupe de la purine; les autres proviennent des matières protéiques et aboutissent aux acides aminés et à l'urée. Les cellules rénales seront celles dont la fonction principale est de débarrasser l'organisme des substances urinaires spécifiques ainsi définies.

Variétés de néphrocytes. — De nombreux travaux ont permis d'établir la liste des cellules et des organes rénaux.

Au point de vue chimique il est possible de distinguer plusieurs variétés de cellules rénales suivant la nature du ou des déchets azotés éliminés. L'étude chimique comparée des produits élaborés par les néphrocytes, conduite avec plus de précision qu'on ne l'a fait jusqu'à présent, apporterait peut-être la solution de problèmes biochimiques encore discutés comme ceux de la genèse de l'acide urique et de l'urée. Le fait que des animaux appartenant à différentes espèces d'un même groupe éliminent les déchets azotés à un degré de désintégration variable pourrait permettre de dresser un tableau de corps urinaires susceptible de reproduire les intermédiaires chimiques qui existent entre ces corps et d'expliquer ainsi leur formation dans le groupe considéré. Malgré son grand intérêt je laisserai presque complètement de côté une telle étude qui procède

plus de la chimie biologique que de l'histologie. Je ne ferai appel à la chimie que pour affirmer le caractère rénal d'une cellule, lorsqu'il est douteux, ou pour expliquer certains détails de structure.

Au point de vue morphologique on peut reconnaître aussi plusieurs variétés de cellules rénales. Je les classerai d'après leur mode d'excrétion.

Les organismes animaux se débarrassent des substances urinaires soit en accumulant en certains points de l'économie, soit en les rejetant au dehors..

L'accumulation dans des cellules rénales closes est fréquente. Si l'on recherche pourquoi elle n'a pas toujours lieu, deux cas sont à envisager; dans le premier la substance élaborée passe à l'état dissous dans le milieu intérieur, dans le second elle est excrétée dans ce milieu sous forme solide, puis elle est reprise par des phagocytes, le plus souvent des leucocytes excréteurs.

Le rejet hors de l'organisme est effectué par des cellules mobiles ou par des cellules fixes. Les cellules mobiles ne sont autres que les leucocytes excréteurs précédents; les cellules fixes, qui peuvent accumuler dans certains groupes les déchets urinaires, comprennent avant tout les cellules des organes rénaux de l'anatomie. Parmi celles-ci je distinguerai deux catégories : celles qui éliminent les substances urinaires à l'état dissous et celles qui les éliminent à l'état solide.

Les substances solides rencontrées dans les cellules rénales se présentent sous forme de boules amorphes ou cristallines.

Donnons quelques exemples. L'accumulation à l'intérieur d'un néphrocyte clos est réalisée dans les cellules à urates du corps adipeux des Insectes, la glande à concrét-

tions du Cyclostome, les cellules de Leydig de nombreux Gastéropodes, le cœur branchial des Octopodes et certaines cellules des Tuniciers. Bon nombre d'éléments pigmentaires seront classés dans ce groupe. La non-accumulation par suite d'un passage à l'état dissous de la substance urinaire dans le milieu intérieur s'observe, comme je l'établirai, dans le cœur branchial des Céphalopodes Décapodes. L'excrétion dans l'organisme de substances urinaires solides et leur reprise par des leucocytes éliminateurs est un processus qui atteint sa plus parfaite expression chez les Astéries. Il appartient aussi à d'autres Echinodermes, à de nombreux groupes de Vers et de Lamellibranches. Les cellules rénales à excrétion externe liquide sont les plus couramment rencontrées. Elles forment les tubes de Malpighi des Insectes, des Arachnides et des Myriapodes, le labyrinthe du rein antennaire des Crustacés Décapodes, les conduits néphridiens des Oligochètes, les corps spongieux des Céphalopodes, un segment du tube urinaire des Vertébrés. Celles à excrétion externe solide, propres à de nombreux genres de Lamellibranches et de Gastéropodes, acquièrent leur plus complète individualisation dans le corps de Bojanus des Pulmonés.

En somme, en exceptant les leucocytes dont le rôle est purement vecteur et en considérant l'accumulation comme une excrétion intracellulaire, il existe des néphrocytes clos et des néphrocytes de glandes ouvertes, à excrétion liquide ou à excrétion solide.

But et plan du présent mémoire. — Il m'a paru intéressant de rechercher si tous ces éléments possédaient des caractères histologiques communs. En d'autres termes les différents types de cellules rénales doivent-ils être opposés ou

rapprochés; existe-t-il entre eux des liens de parenté morphologique?

Depuis longtemps déjà l'analogie de structure des cellules rénales à excrétion externe liquide avait frappé les auteurs. Cette analogie est d'autant plus remarquable que la position et l'origine des organes rénaux sont très différentes suivant les groupes. Rien n'est plus suggestif que de comparer entre elles une cellule de conduit néphridien de Vers de terre, une cellule de tube de Malpighi d'Insecte, une cellule de tube contourné de Mammifère par exemple. Toutes se présentent sous l'aspect d'éléments prismatiques dont la moitié basale est occupée par des formations chondriosomiques, les bâtonnets de Heidenhain, et dont le sommet est recouvert d'un appareil cilio-cuticulaire, la bordure en brosse.

Et voilà que dans certains embranchements, les néphrocytes peuvent, suivant les groupes, changer de caractères. Chez les Mollusques, les cellules rénales des Pulmonés excrètent, contrairement à celles des Céphalopodes par exemple, les déchets urinaires sous forme solide et n'ont aux dires des classiques aucun des caractères des cellules à excrétion externe liquide. Elles présentent un mode d'excrétion différent bien qu'elles paraissent placées dans des conditions de fonctionnement identiques. Les mêmes anomalies se retrouvent dans les reins d'accumulation. Deux organes homologues comme les cœurs branchiaux de la Seiche et du Poulpe diffèrent profondément; les premiers seuls accumulent presque indéfiniment les corps puriques extraits de l'organisme.

À côté de la recherche des caractères communs non encore établis s'imposera donc celle des raisons de différences si grandes dans le mode d'excrétion.

Ces différences impliquent l'action de facteurs variables qu'une étude comparative permettra de déterminer.

Il était préférable de faire porter cette étude sur des animaux assez voisins. Le métabolisme variant beaucoup d'une classe à l'autre, il eut été dangereux de s'adresser de prime abord à des espèces appartenant à des groupes éloignés. J'ai choisi le groupe relativement homogène des Mollusques où tous les types d'excrétion sont représentés.

De volumineux mémoires, conçus pour la plupart dans un esprit anatomique, ont été consacrés à l'étude de l'appareil excréteur des Mollusques. Je signalerai cependant dans ces dernières années l'importante revue générale de STROHL (1914) où l'histologie tient une large place. Mais cette revue, précieuse au point de vue de la documentation, présente le défaut de toutes les revues de ce genre. La valeur des faits qu'elle relate est très inégale. Dûs à des observateurs différents qui travaillèrent à des époques différentes avec des techniques également différentes, ils sont mal reliés entre eux.

Les résultats de mon étude seront appliqués à l'ensemble du règne animal, mais ils le seront prudemment.

Ce travail est divisé en deux parties : une partie spéciale où sont étudiés groupe par groupe et plus ou moins longuement suivant leur intérêt les organes urinaires des Mollusques; une partie comparative et générale où les résultats obtenus sont comparés d'une part entre eux, d'autre part à ceux connus dans les autres groupes et où sont envisagés : 1° les processus de l'élaboration et les caractères morphologiques communs des cellules rénales; 2° les processus de l'excrétion et les raisons des différences morphologiques observées.

Mes déductions s'efforcent d'aboutir à des idées générales sur la cellule et la fonction rénales.

Procédant à l'examen des organes rénaux, suivant l'objet de l'histologie zoologique, j'ai rapproché les caractères observés, ce qui est le propre de l'histologie comparée, pour dégager quelques notions essentielles sur la cellule rénale et sa fonction, ce qui est du domaine de l'histologie générale.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE SPÉCIALE

CHAPITRE PREMIER

MATERIEL D'ÉTUDE ET TECHNIQUE

SOMMAIRE. — Animaux examinés. — Appareil urinaire des Mollusques. — Technique histologique. — Technique expérimentale.

Animaux examinés. — Une étude comparative devrait être complète pour autoriser des déductions certaines. Elle est malheureusement impossible. A son défaut j'ai cherché à examiner au moins un représentant de chacune des grandes divisions de l'embranchement des Mollusques.

Tous les êtres n'ont d'ailleurs pas, à notre point de vue, la même importance : ceux qui présentent le type le plus pur d'un mode d'excrétion sont préférables.

Lorsqu'il m'a été impossible de me procurer une espèce ou de décrire d'après des préparations personnelles un organe utile à l'étude comparative, j'ai comblé cette lacune par le rappel des observations faites par mes devanciers.

J'ai suivi dans mon exposé un ordre qui n'est pas habituel, rangeant les classes de Mollusques d'après leur plus ou moins grand éloignement du type primitif et non

d'après le degré de leur perfectionnement organique. J'étudierai ainsi successivement les Amphineures, les Céphalopodes, les Lamellibranches, les Scaphopodes et les Gastéropodes. Cet ordre a l'avantage de mettre les Céphalopodes à une place logique. Il a l'inconvénient de séparer les Amphineures des Gastéropodes qui sont en réalité très voisins. Au reste, l'ordre de l'exposé importe peu.

J'ai eu à ma disposition en plus ou moins grand nombre les espèces suivantes¹ :

AMPHINEURES. Polyplacophores :

Chiton cinereus L.

Acanthochites fascicularis L.

CÉPHALOPODES. Décapodes :

Sepia officinalis L.

Octopodes :

Octopus vulgaris Lam. (*Polypus octopus* L.)

LAMELLIBRANCHES. Filibranches :

Mytilus edulis L.

Congeria cochleata Kickx.

Pseudolamellibranches :

Pecten maximus L.

Chlamys varia L.

Eulamellibranches :

Tapes decussata L.

Tapes pullastra Montagu. var. *fusca* Gmel.

Callista chione L.

(1) Je remercie M. Dautzenberg d'avoir bien voulu vérifier les noms des espèces que j'ai examinées. La plupart des espèces marines ont été recueillies sur les côtes de la Manche, quelques-unes de la Méditerranée.

Cardium edule L.
Cardium norvegicum Spengl.
Mya arenaria L.
Gastrochæna dubia Penn.

SCAPHOPODES :

Dentalium vulgare Da Costa.

GASTÉROPODES PROSOBRANCHES Diotocardes :

Fissurella mamillata Risso. (*græca* auct.)
Gibbula cineraria L.
Neritina fluviatilis L.
Patella vulgata L.

Monotocardes :

Littorina obtusata L.
Littorina littorea L.
Cyclostoma elegans Müller.
Turritella communis Risso.
Trivia artica Sol. var. *europæa* Montagu.
Buccinum undatum L.
Nassa reticulata L.
Murex trunculus L.
Ocenebra erinaceus L.
Purpura lapillus L.

OPISTHOBANCHES Tectibranches :

Philine aperta L.
Aplysia petalifera Rang.

Nudibranches :

Tritonia Hombergi Cuv.
Tethys leporina L.
Æolidiella glauca Alder et Hancock.
Tergipes despecta Johnston.
Doris tuberculata L.
Doris Johnstoni Alder et Hancock.
Elysia viridis Montagu.

PULMONÉS :

Limnæe stagnalis L.
Helix aspersa Müller.
Helix pomatia L.
Helix variabilis Drap.
Cochlicella barbara L.
Limax agrestis L.

J'ai plus spécialement étudié le Poulpe, la Seiche, la Mye et l'Escargot.

Appareil urinaire. — Avant de décrire ma technique, il convient de rappeler en quelques mots l'organisation de l'appareil urinaire des Mollusques.

L'appareil urinaire des Mollusques se forme aux dépens de l'épithélium cœlomique. Il comprend les reins et les glandes péricardiques. Les reins, véritables néphridies, font communiquer le cœlome, réduit parfois au péricarde, avec l'extérieur. Chez le Nautilé, toutefois, la cavité cœlomique s'ouvre directement au dehors. Les reins sont typiquement constitués par un entonnoir péricardique cilié, un canal excréteur plus ou moins modifié, un orifice externe, le tout baigné par le sang veineux qui se rend à la branchie.

Le nombre des organes rénaux est de deux, excepté chez le Nautile où il est de quatre, comme celui des branchies et chez de nombreux Gastéropodes où un seul rein normal subsiste. L'autre est atrophié ou a disparu. Dans le cas de rein atrophique, l'orifice péricardique peut manquer.

Les glandes péricardiques observées surtout chez les Lamellibranches se développent sur les oreillettes ou à leur voisinage sur les parois du cœlome. Chez les Céphalopodes les cœurs branchiaux et leurs appendices leur sont physiologiquement homologues.

A ces organes il convient d'ajouter certaines cellules conjonctives, intestinales ou hépatiques qui ont été classées comme excrétrices. Elles seront examinées dans les groupes où elles ont cette fonction.

Technique histologique. *Pièces fixées et colorées.* — La fixation des organes rénaux et plus particulièrement de ceux des Mollusques est délicate. Les altérations rapides des néphrocytes, les enclaves et les vacuoles qu'ils contiennent la rendent difficile. Les fixateurs à base d'acide osmique, de sublimé ou de bichromate de potasse comme les liquides de Flemming, de Zenker, d'Altmann et de Regaud, m'ont donné les images les plus fidèles. Le picro-formol acétique de Bouin, excellent pour les tissus des Vertébrés, n'a pas la même valeur chez les Mollusques. Malgré des résultats souvent défectueux de la fixation à l'alcool chloroforme, j'ai usé de ce réactif parce qu'étant indifférent il permet des réactions microchimiques ultérieures. J'ai employé la méthode des coupes à la paraffine et différentes colorations courantes :

Hématoxyline au fer-éosine, Safranine-vert lumière, fuchsine acide-vert de méthyle après fixation au liquide de

Flemming; hématine-éosine, hématoxyline au fer-éosine, éosine-hématoxyline au fer-vert lumière après fixation au liquide de Bouin ou de Zenker; techniques de Regaud, d'Altmann et de Benda pour la mise en évidence des mitochondries; réaction de Kossa pour la recherche du calcaire; réaction de Courmont et André ou celle de Ciaccio, après fixation à l'alcool absolu, pour la recherche des bases puriques. La réaction d'Achúcarro, bien que non indiquée pour la mise en évidence de ces bases, les colore avec une électivité particulière.

Ces réactions argentiques ne sont pas rigoureusement spécifiques et j'ai souvent dû faire appel à la composition chimique du produit excrété pour confirmer les résultats obtenus. J'ai essayé de reconnaître sur coupes après fixation à l'alcool-chloroforme divers caractères de solubilité, de provoquer diverses cristallisations et d'effectuer quelques réactions chimiques comme celle de la murexide. Ces réactions ne sont possibles que sur des granules intracellulaires d'une certaine grosseur. Une question de masse intervient pour leur réussite.

De nombreux réactifs spéciaux, comme l'orcéine pour les fibres élastiques, le mucicarmine pour le mucus, le soudan pour les graisses, furent également employés pour diverses recherches. J'ai pratiqué aussi les imprégnations argentiques d'Achúcarro et de del Rio-Hortega, après fixation au formol et coupes à la congélation et des injections vasculaires de bleu de Prusse fixé par des liquides chromiques.

Je n'ai pas limité à cela mes moyens d'investigation.

Ecrasements et dissociations. — J'ai effectué des examens par écrasement et par dissociation. Ces procédés sont extrêmement précieux car ils permettent d'observer les cellules sans risquer de provoquer des modifications d'ordre

chimique ou physique comme les procédés de la technique histologique. Ils constituent un moyen de contrôle indispensable. Ils permettent d'observer sur le vivant le mécanisme du fonctionnement d'organites comme les cils vibratiles par exemple que l'examen d'une coupe fixée serait incapable de faire connaître. Ils permettent des examens en lumière polarisée sans crainte d'être induit en erreur par des cristallisations susceptibles de se produire au cours d'une fixation. L'examen sur le frais doit être en cytologie une méthode primordiale. Les autres techniques ne devraient servir qu'à faciliter cet examen ou tout au moins devraient toujours être contrôlées par lui. C'est ce que depuis la généralisation du procédé des coupes à la paraffine on a trop tendance à oublier.

Coupes à la congélation. — Un perfectionnement de l'examen sur le vivant est celui de l'examen de coupes à la congélation de pièces fraîches. Ces coupes m'ont permis de localiser certaines colorations vitales et surtout d'effectuer des réactions comme la recherche des oxydases ou des peroxydases. J'en ai fait un usage courant.

Examen d'animaux entiers. — A ces procédés d'examen d'organes, il convient d'ajouter les procédés plus particuliers d'examen d'animaux entiers. Lorsqu'il s'agissait de petits organismes comme certains Nudibranches qu'il est difficile de disséquer, j'ai examiné les animaux, soit dans le milieu où ils vivent, soit après fixation. Le formol à 1 ou 2 p. 100 n'est pas un excellent fixateur et la conservation des pièces est souvent limitée. L'acide osmique a l'inconvénient de noircir les animaux et d'empêcher l'examen par transparence.

La fixation au liquide alcoolique de BOUIN (BRASIL), au liquide alcool — formol — acide acétique glacial (de BEAU-

CHAMP), suivie ou non d'une coloration nucléaire à l'hémalun, donne des résultats convenables, mais le fixateur de choix est la quinone (MEUNIER et VANEY). Il réunit tous les avantages. Il ne déforme pas les animaux; il colore électivement certains éléments, tels que les noyaux des cellules, les fibres musculaires, les glandes, et facilite ainsi la reconnaissance des organes; il n'entrave en rien les colorations ultérieures qu'on peut désirer y associer; il assure une conservation indéfinie des préparations.

Technique expérimentale. — Ma technique expérimentale a surtout consisté dans l'emploi de la méthode des injections physiologiques. Cette méthode fut créée en 1874 par HEIDENHAIN qui injecta du carmin d'indigo pour localiser son lieu d'élimination dans le rein des Mammifères. Elle fut employée plus particulièrement chez les Invertébrés par SCHINDLER, SOLGER, KOWALEVSKY, CUÉNOT, BRUNTZ qui purent ainsi localiser les organes excréteurs. Nous l'avons utilisée en injectant de l'indigo carmin, du carmin ammoniacal, du bleu de méthylène, de l'eau et diverses autres substances.

Je décrirai à propos de chaque groupe la technique opératoire et les lieux où les injections sont les plus faciles à pratiquer. De petits fragments d'organes étaient examinés à l'état frais après écrasements, dissociations, coupes à la congélation ou après fixation sur coupes à la paraffine. L'indigo carmin était fixé par l'alcool absolu, le carmin ammoniacal par le sublimé et le bleu de méthylène par un mélange de molybdate d'ammoniaque, d'acide picrique et de formol, suivant une technique que j'ai antérieurement décrite (1919). Je dois ajouter aux précautions qu'il convient de prendre pour l'emploi de ce réactif, celle de

fixer des fragments d'organes extrêmement petits. La pénétration du fixateur est lente et, si la pièce est tant soit peu épaisse, le bleu est dissous dans la région centrale avant que le fixateur n'y soit parvenu.

Remarquons que si, dans beaucoup de cas, les cellules qui excrètent les substances colorantes excrètent aussi les corps de l'urine, je n'ai jamais considéré comme suffisant, pour définir les cellules rénales, la seule élimination des substances colorantes. Il y a le plus souvent concordance, comme Cuénor l'a montré, entre ces deux fonctions, mais cette concordance n'est pas absolue.

J'ai injecté d'autres substances susceptibles de provoquer des modifications de la sécrétion, de l'eau, des diurétiques, des substances constituantes de l'urine, des substances oxydables. La méthode des injections physiologiques s'impose pour l'étude de l'élimination rénale. Elle pourrait être généralisée à d'autres fonctions, et recevoir, par exemple, une application dans la recherche des lieux d'oxygénation.

CHAPITRE II

AMPHINEURES

SOMMAIRE : Données antérieures. — Observations personnelles. — Conclusions.

Données antérieures. — Les Amphineures sont des Mollusques complètement symétriques. Ils comprennent les Aplacophores ou Solénogastres et les Polyplacophores ou Chitons.

L'appareil urinaire des Aplacophores est peu connu. Pendant longtemps la fonction rénale a été attribuée aux conduits génitaux. PELSENEER (1899) leur assigne encore cette fonction. Ces conduits au nombre de deux présentent une complication organique qu'on ne retrouve pas dans les néphridies des Chitons. Les conduits font communiquer le coelome péricardique et génital avec l'extérieur. Leur moitié proximale présente le plus souvent un ou deux appendices dont l'un constitue les réservoirs spermatiques; la partie inférieure de leur moitié distale secrète la coque des œufs. Les recherches de NIERSTRASZ (1910) tendent à faire regarder les conduits génitaux comme dépourvus de toute fonction rénale. Il en serait de même pour certains éléments des papilles épidermiques, de la paroi du corps, de l'espace anal et du péricarde qui furent

parfois considérés comme excréteurs. Les amas de cellules à concrétions mentionnés par KOWALEVSKY (1889) chez *Rhopalomenia* au voisinage de l'intestin et considérés par

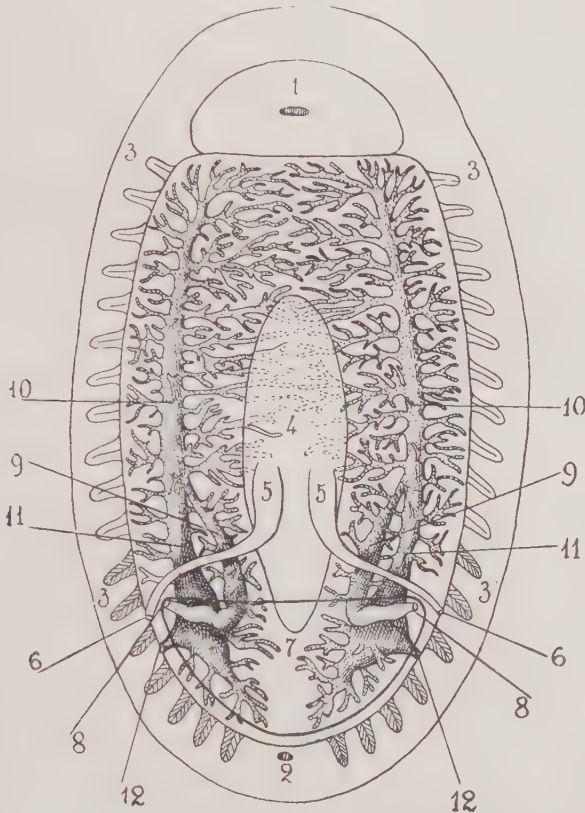


FIG. 1. — Appareil génito-urinaire du Chiton, figure de Strohl d'après Lang et Hescheler.

1 bouche; 2 anus; 3 branchies; 4 glande génitale; 5 canaux génitaux; 6 leurs orifices; 7 péricarde; 8 entonnoirs péricardiques; 9 canaux réno-péricardiques; 10 tubes rénaux avec leurs autorisations; 11 renflements des tubes rénaux; 12 pores urinaires.

SIMROTH (1892-1894) comme homologues de la néphridie du Chiton sont insuffisamment étudiés pour affirmer leur

rôle excréteur d'une façon certaine. L'étude de l'excrétion chez les Aplacophores est donc à faire. Je regrette de n'avoir pu l'entreprendre pour le moment.

L'anatomie de l'appareil urinaire des Chitons est bien connue depuis les mémoires d'HUBRECHT (1882), de SEDGWICK (1883), de HALLER (1882), de VAN BEMMELEN (1882) et de PLATE (1897). Cet appareil comprend deux reins égaux et symétriques. Chaque rein est formé d'un long tube occupant une des parois latérales du corps. La partie postérieure du tube se renfle en un réservoir qui débouche au dehors par un pore latéral situé au-dessous de l'orifice génital. Le réservoir dans quelques espèces communique avec celui du côté opposé (*Cryptoplax larvæformis*, WETTSTEIN, 1903, *Cryptochiton stelleri*, HEATH, 1905). Le tube principal reçoit sur toute sa longueur de nombreux petits tubes très ramifiés. Un conduit met en rapport le péricarde avec le tube principal dans lequel il s'ouvre à différents niveaux, suivant les espèces. Il peut même déboucher à la partie terminale antérieure du tube (*Chiton olivaceus*), si bien que le tube urinaire et le canal réno-péricardique dessine tantôt un Y, tantôt un V renversé (PLATE). La figure 1 reproduite par STROHL, d'après LANG-HESCHER, rappellera mieux encore que ma description ces données anatomiques.

Les mémoires de HALLER et de PLATE et la monographie de SCHNEIDER renferment quelques notions d'histologie sur le rein des Chitons.

HALLER décrit la cellule rénale de *Chiton siculus* comme une cellule ciliée contenant de nombreuses vacuoles, au sein desquelles nagent de petites concrétions. Il constate dans la lumière du tube de volumineuses formations brunes qu'il considère comme résultant de la fusion de petites

concrétions. Il suppose que ces formations se redissolvent en partie, car leur masse les empêcherait de franchir le pore urinaire.

PLATE reconnaît au tube urinaire des Chitons : 1° l'entonnoir avec de gros cils; 2° le canal réno-péricardique dont la moitié postérieure surtout, colorée en jaune, renferme beaucoup de concrétions intracellulaires; 3° le canal principal latéral et ses ramifications avec un épithélium sécréteur à concrétions; 4° l'uretère qui est court et dont la partie principale est revêtue de cellules épithéliales sécrétrices. PLATE note que les fixations histologiques modifient la structure des cellules et font souvent disparaître les concrétions. Aussi joint-il à l'examen de pièces fixées, l'examen de tissu frais. Les concrétions, facilement colorables par l'hématoxyline, ont un diamètre d'environ $3\ \mu\ 5$ et se trouvent au nombre de 3 ou 4 par cellule. Chez *Acanthochites fascicularis*, PLATE observe dans la lumière de la néphridie de grosses concrétions atteignant jusqu'à 80 μ . Ces concrétions sont sans doute les formations brunes mentionnées par HALLER chez *Chiton siculus*. Elles ne sont pas attaquées par les acides et PLATE les considère comme des éléments anormaux.

SCHNEIDER (1902), enfin, décrit dans les cellules du Chiton, à côté de boules jaunâtres, des boules blanches et brillantes qui, à son avis, renferment de l'acide urique. L'épithélium rénal serait dépourvu de bordure vibratile ou de bordure en brosse.

Les seuls renseignements concernant la chimie de l'excrétion chez les Chitons nous sont fournis par HALLER qui note une réaction d'ailleurs peu nette de la murexide dans les reins de ces animaux.

L'étude physiologique de l'excrétion a été faite par

CUÉNOT (1899). Cet auteur constate par la méthode des injections physiologiques que le tube urinaire élimine l'indigo carmin, tandis que le canal réno-péricardique et certaines cellules conjonctives fixent le carmin ammoniacal. Au niveau du canal réno-péricardique, il localise la couleur dans les vacuoles que contiennent les cellules épithéliales. Il y a élimination active en ce point; car, une semaine après l'injection de carminate, seules les vacuoles de l'extrémité supérieure des cellules et non toutes sont colorées.

Observations personnelles. — L'étude cytologique de chacun des segments du tube urinaire des Chitons n'a pas été entreprise. La présence ou l'absence de cils ou de brosse peut tenir à ce que les tubes ne furent pas examinés au même niveau. D'ailleurs, la dissociation physiologique de l'élimination des couleurs porte à croire que les cellules du canal réno-péricardique sont susceptibles d'avoir une structure différente de celles du tube longitudinal. La genèse des concrétions et celle des grosses masses rencontrées dans la néphridie méritent, d'autre part, d'être élucidée.

J'ai donc repris l'étude cytologique de la néphridie du Chiton en suivant le tube urinaire de l'entonnoir péricardique au pore excréteur. Mes observations portent principalement sur *Acanthochites fascicularis* L. Elles intéressent aussi *Chiton cinereus* L.

Conformément à la description classique le tube urinaire comprend : le canal réno-péricardique et le tube rénal. Le canal réno-péricardique, oblique de haut en bas et d'arrière en avant, débouche à l'union du tiers postérieur et des deux tiers antérieurs du tube rénal; le tube

rénal présente de multiples diverticules et se renfle en un réservoir au voisinage du pore excréteur.

Des coupes sériées m'ont permis d'établir la structure des divers segments du tube urinaire. Le canal rénopéricardique comprend deux portions : une portion initiale, très courte, à flammes faiblement vibratiles; une portion moyenne et terminale, très longue, à cellules à boules et à brosse. Le tube et ses diverticules sont formés de cellules à boules et à brosse, peu développées. Partout, l'épithélium est simple et à limites intercellulaires très nettes.

Les cellules de la portion initiale du canal réno-péricardique, c'est-à-dire de l'entonnoir (Pl. 3, fig. 16), sont prismatiques. Leur noyau possède un nucléole plasmatique de taille moyenne. Leur cytoplasme est homogène. Elles sont recouvertes de cils ou, mieux, de flammes dirigées du péricarde vers le rein. La longueur des cils est plus grande que la hauteur même des cellules qui les portent. Ils s'insèrent sur des corpuscules basaux assez petits et se prolongent à l'intérieur des cellules par des racines parallèles entre elles et relativement courtes. Ils se colorent en rouge par la triple coloration de Prenant. Les cellules reposent sur une basale.

Dans la seconde portion du tube réno-péricardique, de beaucoup la plus importante, les cellules épithéliales (Pl. 3, fig. 17) sont également prismatiques. Le noyau a les caractères d'un noyau de cellule glandulaire. Il possède entre autres un nucléole plasmatique bien développé. Le cytoplasme présente à la base quelques bâtonnets et des grains colorables par le procédé de Regaud; au sommet, quelques boules plus ou moins réfringentes et rarement des vacuoles. Les boules se colorent en noir par les réactions argentiques des bases puriques. Les cellules sont recou-

vertes d'une bordure en brosse se colorant comme toutes les brosses rénales en vert par la triple coloration de Prenant. Les poils de la brosse s'insèrent sur une ligne de corpuscules basaux. L'épithélium repose sur une basale. De tels caractères cytologiques permettent d'attribuer un rôle excréteur au canal réno-péricardique avant toute expérimentation. Les cellules ont, en effet, les attributs d'éléments glandulaires polarisés pour une excrétion externe. Les petits bâtonnets et les grains colorables par le procédé de Regaud, qui ont sans doute la valeur d'un appareil chondriosomique, occupent la base des cellules; les boules, véritables grains de sécrétion, le sommet. La brosse semble indiquer une excrétion par dialyse.

Les cellules du tube rénal et de ses diverticules sont plutôt cubiques que prismatiques. Leur noyau offre le même aspect que ceux de l'épithélium réno-péricardique. Leur cytoplasma difficile à fixer apparaît souvent aréolaire dans sa partie apicale. Par le procédé de Regaud, on peut déceler quelques éléments mitochondriaux dans sa région basale plus dense que les autres. Des boules, parfois conservées dans les aéroles, se teignent par l'hématoxyline. Avec une différenciation convenable, on observe souvent autour d'elles une coque sidérophile. Ce fait permet de supposer que ces boules naissent aux dépens du chondriome. Elles réduisent l'argent dans la technique de Courmont et André. Elles semblent donc être de nature purique, surtout si on considère que la réaction de la murexide peut être obtenue en masse sur le rein. Les coupes par congélation montrent que les boules sont situées au sein du cytoplasme. Contrairement à l'opinion de HALLER qui figure de longs cils sur les cellules rénales et à celle de SCHNEIDER qui leur nie toute bordure ciliée ou toute bordure brosse, la méthode de Pre-

nant montre un liseré vert décomposable en poils et au-dessous une ligne noire ponctuée, indices d'une brosse, mais la brosse est moins haute que celle du segment précédent. Ces cellules présentent donc encore des attributs glandulaires analogues à ceux rencontrés habituellement dans les cellules rénales.

Je n'ai pas pu suivre sur les coupes le mécanisme de l'excrétion. Le fait que je n'ai jamais constaté la rupture de la cuticule et la présence de corps figuré dans la lumière des tubes m'a fait penser qu'elle se produisait par dialyse à travers la brosse, mais une accumulation de déchets urinaires se fait dans les cellules concurremment à la dialyse, car les néphrocytes des Chitons âgés renferment plus de grains que ceux des jeunes.

Je n'ai pas observé les grands cristaux décrits par HALLER et par PLATE. Leur existence ne me paraît pas cependant impossible, car nous verrons ultérieurement de semblables formations dans de nombreux groupes de Mollusques, entre autres chez la Seiche et chez la Moule où les cristaux sont dus à une cristallisation des substances urinaires éliminées à l'état liquide.

La méthode des injections physiologiques confirme mes inductions sur le pouvoir excréteur du tube rénal et de la deuxième portion du canal réno-péricardique. Les injections furent faites dans le pied de l'animal. Les plaques calcaires enlevées aux ciseaux permettent de voir un jour après, comme l'a décrit et figuré CUÉNOT, que le tube rénal élimine l'indigo carmin et le canal réno-péricardique le carminate d'ammoniaque. Je puis compléter les observations de cet auteur en notant que la portion initiale de ce canal, celle qui correspond justement aux cellules à flammes, n'est pas colorée.

La couleur est-elle dissoute dans des vacuoles, comme le dit CUÉNOT, ou teint-elle, au contraire, les boules de sécrétion? Il est probable que les deux cas se présentent pour le carmin et l'indigo. Le bleu de méthylène colore plus spécialement et surtout plus fortement le granula basal des cellules. J'ai vérifié, en outre, le pouvoir excréteur d'un grand nombre de cellules conjonctives qui fixent le carminate d'ammoniaque, comme l'indique CUÉNOT. Mes recherches ne me permettent pas d'affirmer que ces cellules éliminent aussi les bases puriques.

Conclusions. — En résumé, l'appareil excréteur des Aplacophores est peu connu. Celui des Placophores comprend deux segments : 1° le canal réno-péricardique; 2° le tube rénal et ses diverticules. Mes observations me permettent d'apprécier dans le canal deux portions très inégales : une portion à flammes très courte et une portion à boules puriques et à brosse très longue. Elle reconnaissent que les cellules du tube rénal et de ses diverticules présentent les caractères de celles de la deuxième portion du canal réno-péricardique. Toutefois, la brosse est ici peu nette. Les cellules de la deuxième portion du canal et celles du tube et de ses diverticules sont polarisées pour une sécrétion externe. Elles présentent un appareil chondriosomique basal et des boules de sécrétion puriques apicales qui semblent avoir pour première origine une mitochondrie. L'excrétion se fait par dialyse, mais ce mode d'excrétion paraît insuffisant, car une accumulation de substances urinaires a lieu dans les cellules âgées. Il est permis de supposer, par analogie avec les faits observés dans d'autres groupes, que les masses qui furent parfois trouvées dans la lumière des tubes proviennent d'une cristallisation des

corps puriques éliminés à l'état dissous. Le tube rénal et ses diverticules éliminent l'indigo carmin des injections physiologiques, la deuxième portion du canal réno-péricardique, le carminate d'ammoniaque. Certaines cellules conjonctives fixent aussi, comme CUÉNOT l'avait vu, cette dernière couleur. Le carmin et l'indigo se localisent dans des vacuoles et sur les boules. Le bleu de méthylène colore surtout le granula des cellules sécrétrices.

L'étude de l'excrétion chez les Amphineures ne nous apprend, en somme, rien de nouveau au point de vue comparatif et général. Il n'en sera pas de même chez les Céphalopodes.

CHAPITRE III

CEPHALOPODES

SOMMAIRE. — § 1. Généralités. — § 2. Cœurs branchiaux. — § 3. Appendices des cœurs branchiaux. — § 4. Cœlome périappendiculaire. — § 5. Corps spongieux et sacs rénaux. — § 6. Foie et intestin.

§ 1. — Généralités.

Les organes excréteurs des Céphalopodes comprennent : les reins ou corps spongieux, les cœurs branchiaux et leurs appendices; certaines cellules intestinales et hépatiques.

Au nombre de quatre chez les Tétrabranhiaux, de deux chez les Dibranhiaux, les corps spongieux sont formés par la réunion d'appendices glandulaires annexés à la face ventrale des veines de la région branchiale. Ces appendices sont situés dans des replis du péritoine, les sacs rénaux. Les sacs s'ouvrent individuellement au dehors par un pore urinaire. Ils sont indépendants (*Octopus*) ou communiquent entre eux (*Sepia*). Chez les Dibranhiaux, le cœlome débouche dans les sacs rénaux. Les schémas ci-joints empruntés au travail de NAEF (1912) rappelleront mieux qu'une longue description l'anatomie et les rapports des sacs rénaux et du cœlome (fig. 2).

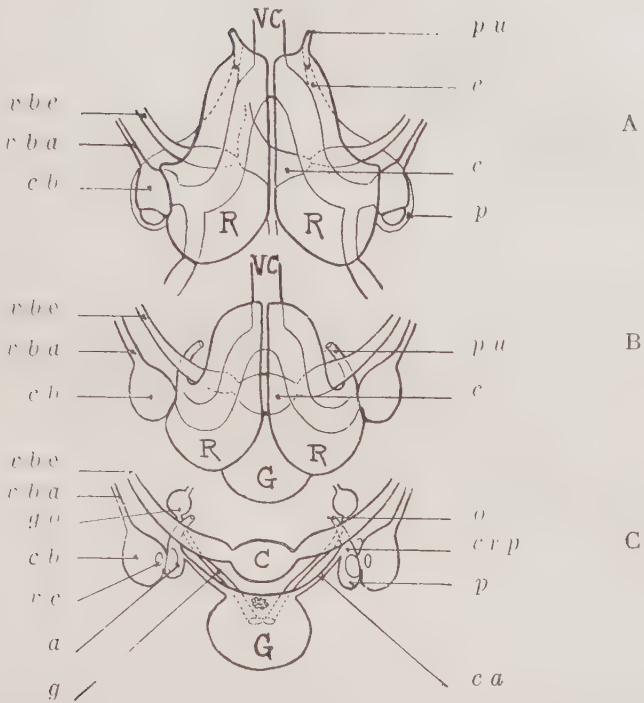


FIG. 2. — Rapports des vaisseaux, du coelome et des reins chez *Sepia* et *Octopus*, d'après Naef.

A. — Chez *Sepia* : R sac rénal; p u pore urinaire; v c veine cave; c b cœur branchial avec au-dessous son appendice; v b a vaisseau branchial afférent; v b e vaisseau branchial efférent; C cœur; p poche coelomique contenant le cœur branchial et son appendice; e entonnoir péricardique faisant communiquer le coelome cardio-génital avec le sac rénal et débouchant dans celui-ci au voisinage du pore urinaire.

B. — Chez *Octopus*, les sacs rénaux étant en place. R sac rénal; p u pore urinaire; G glande génitale; v c veine cave; c b cœur branchial; v b a vaisseau branchial afférent; v b e vaisseau branchial efférent; C cœur.

C. — Chez *Octopus* (femelle), les sacs rénaux et les appendices veineux étant réséqués pour montrer le coelome et ses conduits excréteurs; G glande génitale; g gonoducte; g o glande de l'oviducte; c b cœur branchial; a son appendice; v c section de la veine cave à son point d'abouchement dans le cœur branchial; v b a vaisseau branchial afférent; v b e vaisseau branchial efférent; C cœur; p poche coelomique contenant l'appendice du cœur branchial; c r p canal réno-péricardique; o son orifice dans le sac rénal (en superposant les figures B et C, on voit qu'il est situé au voisinage du pore urinaire); c a canal aquifère.

Le nombre des cœurs branchiaux est égal à celui des branchies. Situé à la base d'une branchie sur le trajet du sang veineux allant à cet organe, chaque cœur branchial est relié à son appendice par un mince pédicule. Le cœur branchial et son appendice chez les Décapodes, l'appendice seul chez les Octopodes, sont enfermés dans le coelome.

Les procédés de technique histologique appliqués à l'étude de l'appareil excréteur des Céphalopodes sont ceux que nous avons mentionnés dans le paragraphe consacré à la technique.

La technique expérimentale offre quelques particularités. Les injections de substances pratiquées pour étudier leur excrétion ou modifier la sécrétion se font le plus commodément en les poussant dans le sinus sanguin péri-buccal. L'animal, saisi par le cou, a une tendance naturelle à rejeter ses tentacules en arrière, ce qui est proprement une position de défense. L'injection est alors grandement facilitée.

Pour opérer sur la région rénale, divers procédés ont été décrits par J. V. UEXKÜLL, VON FÜRTH et MAYER et RATHERY. Ils comportent deux temps : la contention de l'animal par des moyens plus ou moins compliqués; l'opération proprement dite. Un aide enveloppant avec une serviette la tête et les bras du Céphalopode en expérience suffit à l'immobiliser. Pour atteindre la région rénale du Poulpe, le procédé opératoire de MAYER et RATHERY m'a paru le meilleur. Les doigts sont enfoncés de chaque côté du siphon dans la cavité palléale. Le septum est coupé, le manteau renversé, les sacs rénaux mis à nu. Chez la Seiche, j'ai opéré de la façon suivante. Une incision sagittale de 2 centimètres au milieu du bord libre du manteau donne assez de jour pour

dégager la région rénale ou tout au moins les uretères. Un point de suture rapproche ensuite les lèvres de la plaie.

Les cellules du corps spongieux ne diffèrent pas du type le plus général des néphrocytes. Celles du cœur branchial et de son appendice s'en écartent beaucoup. Pour cette raison je les étudierai tout d'abord. Je décrirai successivement le cœur branchial, l'appendice du cœur branchial, le coelome de l'appendice, les corps spongieux, les sacs rénaux, pour rappeler enfin en deux mots le rôle du foie et de l'intestin dans l'excrétion.

§ 2. — Cœurs branchiaux, veineux ou latéraux.

SOMMAIRE : Données antérieures. — Observations personnelles.
Valeur physiologique du cœur branchial. — Conclusions.

Données antérieures. — Nous avons vu que les cœurs branchiaux des Céphalopodes sont des organes globuleux placés à la base des branchies sur le trajet du sang veineux qui s'y rend.

CUVIER (1817) décrit les cœurs branchiaux comme formés d'un tissu assez épais de couleur noirâtre, de solidité médiocre et de nature plutôt cellulaire que charnue.

FÉRUSSAC et D'ORBIGNY (1835-1848), MÜLLER (1853), HANCOCK (1861), BOBIEZTSKY (1877), FRÉDÉRICQ (1878), VIGÉLIUS (1880), GROBBEN (1884) précisent la structure des cœurs branchiaux et les rapports de ces organes avec les appendices.

GUÉNOT (1899) décrit le cœur branchial de la Seiche comme un organe musculo-glandulaire traversé par le courant veineux allant à la branchie; de la cavité vasculaire

centrale partent de nombreuses lacunes qui se ramifient dans le tissu cardiaque de nature spongieuse et dans l'appendice. Des fibres musculaires revêtent la périphérie de l'organe et le traversent en différents sens; tous les intervalles laissés entre les fibres sont bourrés de grandes cellules polygonales dont le cytoplasme renferme une quantité de granules incolores ou jaunâtres. Chez *Octopus*, chaque cellule contient une grosse concrétion colorée. L'ensemble des concrétions donne au cœur une teinte brunâtre.

MARCEAU (1905) étudie l'anatomie microscopique et la cytologie du cœur branchial de la Seiche, du Calmar, de la Sépiole, de l'Elédone et du Poulpe. Il montre que les cœurs branchiaux appartiennent à deux types anatomiques. Chez l'Elédone, le Poulpe et la Seiche, la paroi est épaisse, la cavité vasculaire très réduite. Les fibres musculaires forment une couche circulaire à la périphérie du cœur; elles sont rares dans la région spongieuse. Chez le Calmar et la Sépiole, la paroi est mince, la cavité relativement développée. Les fibres musculaires constituent un réseau serré dans toute la paroi. Ce réseau est couvert de cellules analogues aux cellules propres de la région spongieuse du type précédent. Chez tous, les parties musculaires de la paroi des cœurs branchiaux sont irriguées par des vaisseaux contenant du sang artériel. Les parties spongieuses sont en rapport avec le sang veineux de la cavité de ces organes. Les fibres musculaires sont de nature striée. Les cellules propres sont de grands éléments à cytoplasme vacuolaire qui renferme de nombreux corps figurés.

Chez la Seiche, MARCEAU reconnaît et figure des granulations rondes, hématoxylinophiles, des granulations éosinophiles et des corps arrondis assez gros, à contour peu

net, présentant après une coloration à l'hématoxyline au fer une teinte noire diffuse plus ou moins foncée. Il considère ces corps comme des *Nebenkern* dont la présence serait liée au développement des granulations hématoxylinophiles. Les cellules jeunes sont formées d'un noyau volumineux entouré d'une mince couche de cytoplasme finement granuleux.

Chez le Calmar et la Sépiole, MARCEAU observe des cellules homologues aux cellules qu'il décrit chez la Seiche et présentant la même structure.

Chez l'Elédone, le cytoplasme des cellules propres, toujours vacuolaire, contient les granulations suivantes :

1° granulations pigmentaires, violacées, sphériques, volumineuses, incolores par l'hématoxyline ou l'éosine et dans lesquelles il existe parfois au centre de petits cristaux cuboïdes, granulations que ne présentaient pas la Seiche, le Calmar et la Sépiole;

2° granulations figurées plus petites fixant avec énergie la laque ferrique et simulant de petits noyaux;

3° granulations arrondies, éosinophiles et finement granuleuses;

4° granulations éosinophiles plus volumineuses contenant soit des granulations hématoxylinophiles, soit des granulations pigmentaires, soit des granulations des deux sortes. Il est probable, ajoute MARCEAU, que ces dernières granulations sont de véritables plastes élaborant dans leur sein à la façon des leucites des cellules végétales des grains de pigment et des granulations hématoxylinophiles libérées ensuite dans le cytoplasme. Les cellules jeunes ne possèdent, en effet, que des granulations éosinophiles.

Chez le Poulpe la structure paraît plus simple. Dans le cytoplasme vacuolaire existe seulement une grosse granu-

lation de pigment jaunâtre par transparence. Dans les cellules jeunes MARCEAU a observé de petits plastes éosinophiles, mais n'a pu voir comme chez l'Elédone leurs rapports avec les granules pigmentaires.

De ces données je retiendrai particulièrement que les cellules propres de l'Elédone et du Poulpe, c'est-à-dire des Octopodes, diffèrent surtout de celles de la Seiche, du Calmar et de la Sépiole, c'est-à-dire des Décapodes, par la présence de volumineuses granulations pigmentées.

Cet aperçu historique montre que l'anatomie des cœurs branchiaux est assez bien connue. Leur physiologie l'est moins.

Le cœur branchial donne par ses contractions une impulsion au sang veineux qui pénètre dans la branchie, mais là n'est point sa seule fonction. Il a encore une fonction glandulaire que RANSOM (1885) paraît avoir reconnue le premier.

SOLGER (1881) chez *Eledone*, puis KOWALEVSKY (1889) chez *Sepia* et *Sepiola* montrèrent que les cœurs branchiaux fixaient le carmin d'ammoniaque alors que les corps spongieux éliminaient l'indigo carmin. Cette propriété et la réaction acide au tournesol communes aux cœurs branchiaux des Céphalopodes et aux glandes péricardiques des Lamellibranches firent rapprocher par KOWALEVSKY ces deux organes au point de vue fonctionnel. CUÉNOT (1899) vérifie chez *Sepia* les constatations de KOWALEVSKY. MARCEAU (1905) repousse l'idée d'une élimination externe des produits formés et reconnaît que la nature de ces produits est inconnue. Il suppose que le cœur branchial est un organe à sécrétion interne. Quelques années plus tard CUÉNOT, GONET et BRUNTZ (1908) montrent que les concrétions des cœurs branchiaux du Poulpe renferment normalement

du pigment, des phosphates, des sels ammoniacaux et des corps xanthiques. Les cœurs branchiaux doivent donc être considérés, concluent ces auteurs, comme des reins clos, mais « les déchets qu'ils retirent du sang ne s'accumulent pas dans leurs cellules, car ces cellules ont un contenu qui ne varie pas d'aspect avec l'âge du Poulpe ». Il est probable que ces produits sont rejetés dans le sang et repris par les néphridies pour être éliminés. Chez plusieurs Invertébrés il paraît y avoir une corrélation entre les reins clos et les reins ouverts, comme par exemple chez les Crustacés Décapodes entre les néphrocytes des canaux branchiaux (rein clos) et le saccule des reins antennaires (reins ouverts), corrélation qui rappelle celle qui existe entre le foie et le rein des Mammifères. Une pareille corrélation semble exister entre les cœurs branchiaux du Poulpe et le rein de cet animal. Les analyses de CUÉNOT, GONET et BRUNTZ placent le cœur branchial dans les organes rénaux, résultat que la fixation des matières colorantes faisait présumer. La méthode d'analyse suivie par ces auteurs a été critiquée par ANCEL et BOUIN (1913) qui jugèrent d'autre part la présence de corps xanthiques insuffisante pour attribuer une signification excrétrice aux cellules qui les renferment, opinion que ne tardaient pas à contredire CUÉNOT, BRUNTZ et MERCIER (1913).

Organe rénal possible, le cœur branchial du Poulpe rentre dans le cadre de notre étude. Nous lui avons consacré une partie de nos recherches.

Observations personnelles. — Dans les travaux de mes devanciers plusieurs points me paraissent obscurs; entre autres le mécanisme de l'élaboration des corps figurés et la fonction exacte du cœur branchial. Malgré l'inté-

ressant travail de MARCEAU le mécanisme de l'élaboration des corps figurés du cœur branchial ne paraît pas établi d'une façon certaine. Certaines vacuoles que figure cet auteur autour des plastes qu'il décrit peuvent faire craindre des artéfacts de fixation, la méthode de coloration à l'hématoxyline ferrique et à l'éosine qu'il emploie le plus couramment, très suffisante au point de vue de l'anatomie microscopique, ne l'est plus au point de vue cytologique. La technique histologique et microchimique actuelle pouvait permettre de revenir sur l'étude déjà ancienne de MARCEAU. La séduisante hypothèse de CUÉNOT, GONET et BRUNTZ demandait à être vérifiée. Le cœur branchial est-il un rein? et dans ce cas est-il un rein de transformation ou au contraire un simple rein d'accumulation? Nouveau problème qu'il est intéressant d'aborder. Enfin pourquoi les cœurs branchiaux des Octopodes renferment-ils contrairement à ceux des Décapodes de volumineuses boules puriques?

Une coupe transversale du cœur branchial d'*Octopus* (fig. 3) montre à la périphérie de l'organe, une couche de fibres musculaires dont les externes sont en général circulaires et les internes longitudinales. Ces fibres forment de petits faisceaux séparés entre eux par du tissu conjonctif ainsi qu'il est facile de le constater sur des coupes colorées par le procédé de Prenant. Entre cette couche musculaire et la lumière du cœur se trouve le tissu d'aspect macroscopique spongieux dont nous avons parlé dans l'historique. Il est traversé par des fibres musculaires isolées ou réunis en faisceaux très fins qui partent de la couche musculaire et convergent pour la plupart vers le centre. Ces fibres comme les précédentes sont du type strié composé, c'est-à-dire avec membranes Z. Quelques fibres conjonctives les

accompagnent et se répandent entre les cellules formant une sorte de trame que la technique argentique de del Rio-Hortega dessine mieux encore que le vert lumière. De distance en distance en plein milieu du tissu de la région spongieuse s'observent des capillaires béants limités par une paroi

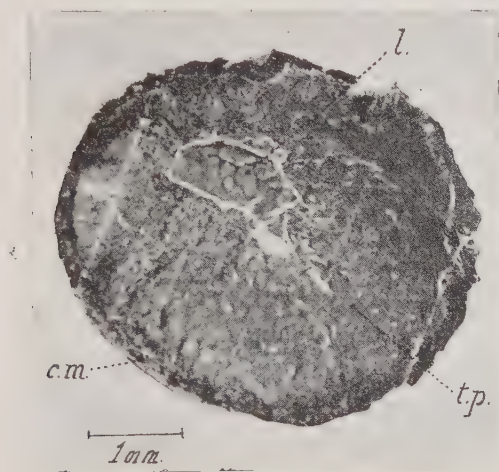


FIG. 3. — Microphotographie d'une coupe transversale de cœur branchial d'*Octopus vulgaris* Lam.

c.m. couche musculaire; *t.p.* tissu propre; *l.* lumière du cœur.

endothéliale. Ces capillaires débouchent dans la cavité du cœur, ainsi qu'il est possible de le constater directement ou par des injections de bleu de Prusse. Le bleu facilement fixé par le mélange bichromate-formol dessine admirablement le réseau de capillaires. Le système musculaire n'est jamais irrigué par cette circulation veineuse; ainsi que le montre la répartition du bleu de Prusse. La paroi interne du cœur est limitée par une couche de cellules moins aplaties que celles du tissu spongieux. Le tissu spongieux (Pl. I, fig. 1) est formé de cellules polyédriques rangées fréquemment en

travées. Son aspect rappelle celui du parenchyme hépatique des Mammifères. Entre les cellules s'observent de petits espaces qui contiennent parfois des amibocytes. Ces espaces ne paraissent pas en communication avec les capillaires issus de la cavité du cœur veineux, autant que les injections de bleu de Prusse permettent de l'apprécier.

Le noyau des cellules souvent peu riche en chromatine présente les caractères des noyaux de tous les éléments glandulaires; certaines cellules renferment deux noyaux. L'examen de coupes par congélation de pièces non fixées montrent les cellules sous deux aspects. Les unes, assez petites, à cytoplasme ne renfermant que de fins granules, paraissent être des formes jeunes. Quelques-unes sont en voie d'amitose. Les autres, plus grosses, sont vraisemblablement des formes âgées. Leur cytoplasme, en dehors de granules semblables aux précédents, contient quelques granulations jaunâtres et une énorme boule jaune tirant légèrement sur le rose. Toute une série d'éléments intermédiaires relient ces deux formes. Ce sont :

des cellules avec quelques granulations jaunâtres réparties dans le cytoplasme, plus spécialement peut-être autour du noyau;

des cellules où des granulations jaunâtres forment un amas en un point du cytoplasme;

des cellules dont les granulations de l'amas sont plus ou moins fusionnées en une masse entourée souvent d'une substance vacuolaire semi-fluide;

des cellules où apparaît au milieu de la masse précédente une boule jaune rosée que centrent une ou plusieurs granulations;

des cellules dont la boule, toujours entourée de granulations jaunes plus ou moins fluidifiées, est plus grosse;

des cellules dont la boule est énorme et où les granulations jaunâtres ont presque totalement disparu.

Chez deux Poulpes, l'un de petite taille (longueur de la base des bras à la partie postérieure du corps : 15 cm.), l'autre d'assez grande (35 cm.), la dimension des plus grosses boules varie notablement (diamètre respectif : 11 μ , 4 et 18 μ , 7), contrairement à l'opinion classique.

Sur des préparations obtenues par le procédé de Regaud, il paraît possible d'identifier les fins granules à des mitochondries. Les granulations jaunâtres les plus petites sont parfois entourées d'une coque hématoxylinophile pouvant faire présumer leur origine mitochondriale. La cellule n'étant pas polarisée fonctionne dans tous les sens. Ceci explique la répartition initiale des granules tout autour du noyau.

Sur des coupes colorées à l'hématoxyline au fer et à l'éosine après fixation aux liquides de Bouin, de Zenker ou de Flemming, on constate chez le Poulpe, comme MARCEAU l'avait décrit chez l'Eléone, des granulations éosinophiles, des granulations hématoxylinophiles et des boules pigmentées. Granulations hématoxylinophiles et boules pigmentées occupent souvent le centre de volumineuses plages éosinophiles. Sur les coupes mal fixées une coque vacuolaire paraît entourer ces plages éosinophiles. Suivant que la régression à l'alun de fer est plus ou moins poussée, le nombre des granulations éosinophiles augmente ou diminue par rapport à celui des hématoxylinophiles. Sur des coupes peu différenciées la laque ferrique teint tous les éléments, y compris parfois les boules pigmentées. Sur des coupes très différenciées elle ne teint souvent que les plus fins granules. Toutes les granulations sont éosinophiles et les plages éosinophiles qui paraissent toujours

résulter de la confluence de ces dernières ne contiennent que des boules pigmentées. Ces boules restent incolorables.

Sur des coupes colorées par la technique de Prenant, les grains sont rouges et les plages vertes. C'est au milieu des plages qu'apparaissent les boules pigmentées.

Dans la réaction des bases puriques les granulations réduisent peu l'argent alors que les boules se teignent en noir intense comme le font ces bases à l'état pur. Les boules ne sont pas toutefois cristallines : elles ne s'éclairent pas entre deux nicols croisés. Traitées par une solution de soude ou de potasse étendue, les boules sont dissoutes et disparaissent; la substance des granulations moins soluble subsiste. Le fait que les boules sont incolorables, qu'elles donnent la réaction des bases puriques, qu'elles sont solubles dans la soude ou la potasse, alors que les granulations jaunâtres sont plus colorables, moins réductrices de l'argent et moins solubles dans la solution sodique ou potassique, me porte à croire que les granulations jaunes sont moins évoluées que les boules.

Cet ensemble de fait laisse supposer que les granulations jaunes donnent naissance aux boules de la façon suivante. Réunies en un point de la cellule, les granulations se fluidifient plus ou moins et la substance purique plus pure se reconcentre autour d'une ou de plusieurs d'entre elles, à la manière d'un cristal de sel autour d'un tuteur, au sein d'une solution sursaturée. La boule croît par apport constant de nouvelles granulations qui se fluidifient autour d'elle. Parfois, plusieurs granulations non fluidifiées constituent dans la cellule des centres de formation distincts. Les boules qui en résultent s'accroissent ensuite. Autour de cet amas se déposent de nouvelles couches. On a ainsi les boules à centre multiple.

J'ai vérifié cette hypothèse de la formation des boules par la méthode des injections physiologiques de carmin ammoniacal. On sait depuis KOWALEVSKY et CUÉNOT que les cellules du cœur branchial fixent cette couleur dans leur cytoplasme sous forme de grains rouges qu'il est facile de conserver par le sublimé. Or j'ai constaté, en sacrifiant les animaux deux jours après l'injection, que les grains rouges n'étaient autres que les granulations jaunes. Seules elles avaient pris la couleur (Pl. I, fig. 6). Un mois après l'injection, les grains n'étaient plus colorés; par contre les boules, légèrement plus grosses, avaient la teinte rouge du carmin (Pl. I, fig. 7). Que conclure, sinon que les boules naissent probablement aux dépens des granulations jaunes? C'est une confirmation directe de la supposition que l'examen histologique m'avait suggérée.

Le cœur branchial fixe le bleu de méthylène des injections physiologiques. Stabilisé dans les cellules par mon réactif, il montre que les fins granules surtout se colorent. Le bleu qui, chez le Poulpe comme ailleurs, circule à l'état de dérivé incolore n'est oxydé qu'à leur niveau. Doit-on voir là une preuve d'un pouvoir oxydant des granulations vraisemblablement mitochondriales? Nous discuterons ce point dans la partie comparative de notre travail. L'évolution ultérieure de ces granulations bleues semblent confirmer ce que les colorations par le carmin ammoniacal m'avaient montré. Le phénomène est moins net, le bleu repassant sans doute à l'état de dérivé incolore.

Une coupe transversale du cœur branchial de *Sepia* montre de dehors en dedans : un épithélium simple de revêtement qui le sépare du sac rénal dans lequel il plonge contrairement à celui du Poulpe; une mince couche de fibres musculaires; un abondant tissu propre où l'on

observe quelques fibres musculaires et des lacunes sanguines. Les cellules épithéliales plutôt cubiques que prismatiques sont surmontées d'une bordure en brosse. Le procédé mitochondrial de Regaud montre quelques bâtonnets basaux parallèles au grand axe cellulaire. Une vitrée sépare l'épithélium du tissu sous-jacent. Au contact même de la vitrée se trouvent souvent quelques fibres musculaires. Ces fibres ne forment pas une couche absolument continue autour de l'organe. Elles sont moins abondantes que chez le Poulpe. Quelques fibres s'enfoncent dans le tissu propre vers la cavité du cœur. Tous ces éléments musculaires appartiennent au type strié composé. Ils sont souvent accompagnés d'un peu de tissu conjonctif. La circulation est analogue à celle que j'ai décrite chez le Poulpe.

Le tissu propre est formé de grandes cellules polygonales (Pl. I, fig. 3) qui présentent de nombreux caractères communs avec celles du Poulpe. Sur les coupes par congélation on observe des cellules jeunes, quelquefois en amitose, renfermant de fins granules et des cellules plus âgées contenant, en dehors de ces granules, des granulations jaunâtres isolées ou en amas, mais on ne retrouve pas les grosses boules pigmentées du Poulpe. Sur des préparations obtenues par le procédé de Regaud il semble possible d'identifier les fins granules à des mitochondries. Sur des coupes colorées par l'hématoxyline ferrique et l'éosine, on voit des granulations rouges, des granulations plus ou moins sidérophiles, des amas de granules qui retiennent la laque ferrique. Ce sont sans doute ces amas que MARCEAU homologua à des Nebenkern. Sur des coupes colorées par la technique de Prenant, on constate que les granulations prennent l'éosine ou le vert lumière, mais on ne retrouve plus les plages colorées du Poulpe. Les

granulations ne sont autres que les granulations jaunes révélées par l'examen sur le frais. Les différences de colorabilité peuvent s'expliquer par des états chimiques variables. Ces granulations traitées par les procédés de recherches microchimiques des bases puriques réduisent l'argent de la même façon que celles du Poulpe.

Après injection de carmin ammoniacal, les granulations jaunes se colorent en rouge; mais, tandis que la couleur restait dans la cellule du Poulpe quasi indéfiniment passant simplement sur les grosses boules formées par apports successifs de granulations jaunes, chez la Seiche la couleur a disparu au bout d'un mois sans doute en même temps que la substance des granulations qu'elle colorait. Les injections de bleu de méthylène donnent des résultats semblables à ceux que j'ai décrits chez le Poulpe.

Valeur physiologique du cœur branchial. — Il convient maintenant d'envisager la valeur physiologique du cœur branchial. La nature chimique des produits sécrétés, reconnue micro-chimiquement dans la cellule, est une preuve que le cœur branchial est un organe rénal ainsi que CUÉNOT, GONET et BRUNTZ et CUÉNOT, BRUNTZ et MERCIER l'ont affirmé pour le Poulpe; mais ce rein est-il un rein d'accumulation ou seulement un rein de transformation comme CUÉNOT, GONET et BRUNTZ tendent à le supposer. Nous examinerons successivement ce problème chez le Poulpe et chez la Seiche, les Octopodes et les Décapodes se rattachant respectivement à ce point de vue à l'un et l'autre de ces types.

Il paraît indéniable que le cœur branchial du Poulpe est un rein d'accumulation. En voici des preuves. La dimension des plus grosses boules est plus considérable chez un Poulpe de grande taille que chez un Poulpe de

petite. Le nombre des cellules cardiaques augmente avec l'âge, ce qui permet d'un autre côté une accumulation nouvelle des produits sécrétés. Le fait que la couleur d'abord fixée sur les granulations jaunes se porte ensuite avec la substance de celles-ci sur les boules et y reste est une preuve expérimentale du pouvoir accumulateur du cœur branchial. Enfin, le jeûne ne provoque aucune diminution des boules, et c'est là un argument de probabilité en faveur de ma thèse, je ne dis pas de certitude n'étant pas assuré d'empêcher par ce moyen l'apport de la substance formatrice des granulations. Des substances puriques peuvent, en effet, se former aux dépens des réserves tissulaires de l'animal consommées sans doute pendant les périodes de jeûne. Les diurétiques (caféine, théobromine) qui ont, comme nous le verrons ultérieurement, une action marquée sur l'élimination par le corps spongieux, sont sans effet sur les boules.

Chez la Seiche le pouvoir élaborateur existe puisque les cellules contiennent des granulations jaunes, parfois groupées en amas, mais l'accumulation n'a pas lieu puisqu'on n'observe jamais les grosses boules du Poulpe et que la couleur fixée par les granulations disparaît à la longue sans doute en même temps qu'elles.

Conclusions. — En résumé, le cœur branchial est un rein d'accumulation chez le Poulpe et non chez la Seiche. Le mécanisme de l'élaboration des grosses boules observées chez le Poulpe peut être suivi et déterminé expérimentalement. Elles se forment aux dépens de la substance des granulations jaunes. Ces dernières, dont la première forme paraît être un granule mitochondrial, s'amassent en un point de la cellule et se fluidifient en même temps que

leur substance purique plus pure se reconcentre pour former la boule. La boule s'accroît ensuite par apport constant de nouvelles granulations dont le sort est le même.

Comment expliquer une telle différence entre le cœur branchial du Poulpe et plus généralement des Octopodes et celui de la Seiche représentant des Décapodes ? L'étude de l'appendice veineux annexé à cet organe me fournira la solution du problème.

§ 3. — Appendices des cœurs branchiaux.

SOMMAIRE. — Données antérieures. — Observations personnelles. — Valeur physiologique de l'appendice du cœur branchial et corrélation appendiculo-cardiaque. — Conclusions.

Données antérieures. — L'appendice du cœur branchial est un organe plus ou moins hémisphérique qui coiffe le cœur auquel il est relié par un pédicule. L'anatomie de cet organe a été difficile à établir.

CUVIER (1817) observe chez la Seiche des appendices annexés aux cœurs branchiaux. « Au-dessous de chaque cœur latéral, dit-il, est suspendue une partie ronde, spongieuse et concave en dessous..., son pédicule est très mince et se divise en fibrilles qui se répandent à sa surface; mais il n'existe aucune communication entre sa cavité et celle du cœur auquel cette partie est attachée. » CUVIER retrouve ces mêmes organes chez le Calmar, mais non chez le Poulpe.

FÉRUSSAC et d'ORBIGNY (1835-1848) reconnaissent un semblable appendice aux cœurs branchiaux de *Sepiola*

grantiana et l'appellent « appendice pédiculaire de l'auricule ».

HANCOCK (1861), chez la Seiche admet comme CUVIER que la cavité de l'appendice est indépendante de celle du cœur branchial. Seuls des vaisseaux issus du cœur branchial pénètrent les parois de l'appendice. Il observe par contre une communication entre la cavité de l'appendice et l'espace coelomique dans lequel il est placé. La cavité de l'appendice présente de nombreux diverticules dont les cellules de revêtement ont un aspect granuleux.

BOBREZTSKY (1877) puis SCHIMKEWITSCH (1866) étudient le développement de l'appendice et constatent qu'il se forme aux dépens d'un épaississement de la paroi interne des cœurs branchiaux.

FRÉDÉRICQ (1878) paraît être le premier à reconnaître sous le nom d'organe énigmatique l'appendice du cœur branchial du Poulpe.

VIGÉLIUS (1880) confirme les données anatomiques d'HANCOCK.

Dans son important mémoire sur l'appareil urinaire des Céphalopodes, GROBBEN (1883) donne une description complète des appendices glandulaires, tant au point de vue macroscopique que microscopique. Il les étudie surtout chez *Sepia officinalis* et *Eledone moschata*.

Il reconnaît chez la Seiche que la communication de la cavité de l'appendice avec le coelome se fait par un canal situé au fond de la fente principale qui existe au sommet de l'organe. L'épithélium qui tapisse les nombreuses cavités de l'appendice et l'épithélium de revêtement extérieur sont constitués par des cellules prismatiques à bordure en brosse très nette. Les cellules présentent des stries à la base et des granulations réfringentes au sommet;

celles des culs-de-sac des diverticules cavitaires, toujours granuleuses, sont dépourvues de stries et de bordure en brosse.

Chez l'Elédone la communication coelomo-appendiculaire se fait par plusieurs fentes. L'épithélium de la paroi externe est semblable à l'épithélium péritonéal et l'épithélium des cavités est formé de cellules granuleuses sans brosse.

Chez le Nautilé il existe dans la cavité péricardique deux paires d'appendices dont la structure est comparable à celle des appendices de l'Elédone.

FAUSSEK (1893) reconnaît que les lacunes sanguines du cœur branchial passent par le pédicule d'union et se ramifient dans l'appendice. Les espaces compris entre les tubes épithéliaux et les lacunes sont occupés par du tissu conjonctif fibrillaire avec cellules spéciales de forme irrégulière, fréquemment en voie de division mitotique.

CUÉNOT (1899) vérifie les descriptions anatomiques de GROBBEN et de FAUSSEK.

MARCEAU (1905) précise de nombreux points d'anatomie et de cytologie concernant les appendices. Il arrive aux conclusions suivantes : chez la Seiche l'appendice est très développé et sa cavité très anfractueuse; chez l'Elédone le développement de cet organe est moindre et les villosités internes sont peu nombreuses; chez le Calmar, la Sépiole et surtout le Poulpe il est encore plus réduit et sa cavité est très simple. Les appendices glandulaires, comme les régions cellulaires spongieuses des cœurs branchiaux, sont irrigués par du sang veineux.

L'épithélium de revêtement interne et externe est pourvu d'une bordure en brosse sur toute son étendue chez la Seiche, dans certaines régions chez le Calmar et la Sépiole, nulle part chez l'Elédone et le Poulpe. Ces dernières don-

nées, me seront extrêmement précieuses pour établir les corrélations structurales qui existent entre les cellules des cœurs branchiaux et celles de leurs appendices.

Les appendices ont un rôle très discuté.

CUVIER (1817) n'a pu en deviner l'usage. HANCOCK (1861) les considère comme des organes vasculaires lymphatiques. Le nom d'organe énigmatique que FRÉDÉRICQ (1878) attribua à l'appendice du Poulpe montre assez son indécision quant à son rôle. Pour VIGELIUS (1880) l'appendice est un organe rudimentaire vestige d'une fonction excrétrice en grande partie perdue à la suite du développement considérable des corps spongieux. Pour GROBBEN (1883) l'appendice a un rôle excréteur. La structure des cellules qui le tapissent en est l'expression morphologique. Il désigne ces organes sous le nom de glandes péricardiques pour montrer leur analogie avec ceux connus sous ce nom chez les Acéphales.

CUÉNOT (1899) crut d'abord que ces organes donnaient naissance aux amibocytes libres du sang; mais les injections physiologiques ne tardèrent pas à lui montrer qu'ils ont une tout autre signification. Chez la Seiche, il constata que des cellules spéciales groupées dans le tissu conjonctif des appendices prennent le carminate et la fuchsine acide des injections physiologiques. On trouve alors dans leur cytoplasme de nombreux et fins granules rouges à réaction acide (non virage de la fuchsine). Ces cellules se renouvellent fréquemment ce qui fait admettre à CUÉNOT un départ nécessaire d'éléments cellulaires, départ qu'il localise au niveau des culs-de-sac tubulaires. Les épithéliums invaginés dans l'appendice ont une activité sécrétoire certaine bien qu'ils ne fixent ni le carmin ni la fuchsine. Cette activité est marquée par l'émission de « boules » cytoplasmiques.

ques qui sortent de la cellule en soulevant le plateau. On observe dans l'épithélium de nombreuses mitoses. CUÉNOT admet que les deux sortes d'éléments cellulaires conjonctifs et épithéliaux sont indépendants et que l'appendice représente deux appareils éliminateurs intriqués l'un dans l'autre. A l'appendice du Poulpe, Cuénot (1914), reconnaît un pouvoir phagocytaire. Les cellules propres se chargent en effet des particules solides d'encre de Chine après injection de cette substance dans l'organisme.

MARCEAU (1905) affirme que les appendices ont une fonction éliminatrice externe mais n'en précise pas les processus.

Observations personnelles. — Si après bien des travaux l'anatomie et la cytologie des appendices paraît acquise, si leur fonction éliminatrice paraît probable, le rôle qu'ils jouent dans la sécrétion et leur relation physiologique avec les cœurs branchiaux sont moins connus. Ces points retiendront surtout mon attention.

L'appendice (fig. 4) forme chez le Poulpe un petit organe blanchâtre rattaché au cœur veineux par un pédicule assez large. Il occupe la dilatation terminale d'un canal coelomique, le canal réno-péricardique dont nous étudierons ultérieurement les rapports anatomiques, la structure et la fonction.

L'appendice en coupe sagittale présente quelques cavités tubulaires débouchant dans le canal coelomique par un orifice commun assez large (fig. 5) situé à l'opposé du pédicule. Par le pédicule quelques fibres musculaires et conjonctives pénètrent sur les bords à l'intérieur de l'appendice et se perdent dans la paroi appendiculaire. Au centre de l'appendice le tissu cardiaque fait une véritable hernie. Ce tissu

est bientôt remplacé par le tissu propre de l'appendice. De nombreux capillaires et espaces en continuité avec ceux du cœur donnent au tissu propre un aspect spongieux. En somme l'appendice contient un réseau en rapport avec le réseau veineux du cœur branchial, un réseau tubulaire

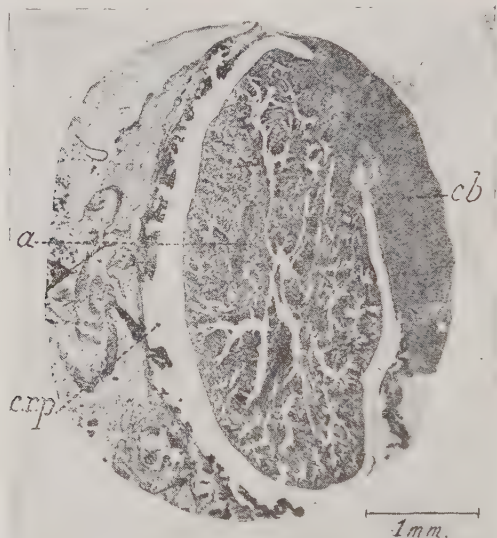


FIG. 4. — Rapports de l'appendice et du cœur branchial d'*Octopus vulgaris* Lam, coupe frontale passant par le pédicule d'union.
c.b. cœur branchial; a son appendice; c.r.p. canal réno-péricardique.

débouchant à l'extérieur et, entre les deux, un tissu propre.

Le réseau veineux de l'appendice possède les mêmes caractères que celui du cœur branchial. Le réseau tubulaire est tapissé d'un épithélium cubique (Pl. I, fig. 2) analogue à celui qui revêt la paroi interne de l'appendice. Son bord libre est nu et aucune polarité chondriosomique n'atteste un rôle excréteur marqué. Le tissu propre est formé de cellules conjonctives plus ou moins polygonales beaucoup

plus petites que celles du cœur branchial, peu granuleuses et ne contenant jamais de concrétions.

On observe entre elles des leucocytes, des fibres conjonctives et des fibres musculaires du type strié composé.

Chez la Seiche (fig. 6) l'appendice offre la même dispo-

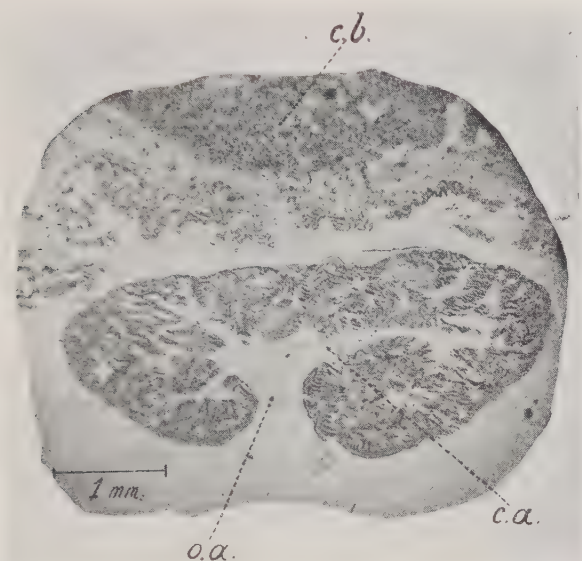


FIG. 5. — Appendice du cœur branchial d'*Octopus vulgaris* Lam; coupe passant en dehors du pédicule réunissant l'appendice au cœur branchial.

c.b. cœur branchial; *c.a.* cavité de l'appendice;
o.a. orifice de l'appendice.

sition générale que chez la Poulpe, mais il est plus gros, sa cavité très compliquée, est vaste et l'orifice qui la fait communiquer avec le cœlome très étroit. La répartition du tissu conjonctif propre n'est pas la même que chez le Poulpe. Au lieu d'occuper tous les espaces compris entre l'épithélium du réseau tubulaire et l'endothélium du réseau

veineux, il est plus particulièrement localisé à la périphérie de l'organe. Vers le centre l'épithélium de revêtement d'une digitation du réseau tubulaire s'accole à celui d'une digitation voisine, ne laissant entre eux qu'un espace très étroit occupé seulement par des capillaires. Cette disposition rap-

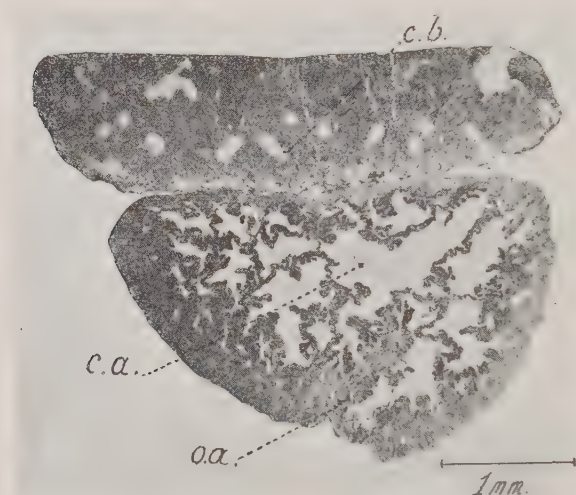


FIG. 6. — Appendice du cœur branchial de *Sepia officinalis*. L. Coupe sagittale passant en dehors du pédicule réunissant l'appendice au cœur branchial; c.b. cœur branchial; c.a. cavité de l'appendice; o.a. orifice de l'appendice.

pelle celle réalisée au niveau des parois de deux alvéoles pulmonaires contiguës.

L'épithélium (Pl. I, fig. 4) qui tapisse la cavité du cœur branchial, comme celui qui le continue et revêt extérieurement l'organe, est dans toute son étendue formé de cellules prismatiques à bordure en brosse très développée et à polarité sécrétoire marquée. A la base on observe des chondriocentes parallèles à l'axe des éléments et au sommet des

grains de sécrétion. Les cellules du revêtement interne sont plus hautes que celles du revêtement externe de l'appendice. Le noyau des cellules a les caractères d'un noyau de cellule sécrétrice. Il a subi une ascension apicale marquée et la grosseur de son nucléole plasmatique atteste son activité. Les préparations obtenues par le procédé de Regaud montrent de la base au sommet de la cellule la succession habituelle des images chondriosomiques pendant l'élaboration glandulaire : chondriocontes, chondriomites, mitochondries, grains de sécrétion. La triple coloration de Prenant colore en vert les poils de la brosse et en noir leurs corpuscules basaux. Comme dans les autres chapitres où se pose le problème de la brosse je renvoie sa discussion à la partie comparative de ce travail. Quelle que soit d'ailleurs l'opinion adoptée, la présence d'une bordure en brosse bien développée implique l'idée d'une excrétion par dialyse et exclue celle d'une excrétion par effraction. L'examen des préparations confirme cette déduction théorique. Sur des coupes bien fixées l'intégrité de la brosse est toujours respectée. Nulle part je n'ai observé d'émission de boules cytoplasmiques soulevant le plateau. Les mitoses sont rares dans l'épithélium et servent comme dans les villosités intestinales au remplacement continu des cellules épithéliales usées. Il n'y a pas de différence entre les cellules épithéliales du fond des culs-de-sac tubulaires et celles du reste de la cavité interne. L'abondance plus grande des mitoses à ce niveau indique simplement que les culs-de-sac sont les zones germinatives de l'épithélium. Les cellules propres, assez grosses, ont une forme irrégulière; elles sont plus ou moins rameuses, disposées sans ordre dans le tissu conjonctif de la périphérie de l'organe et très rarement en état de mitose. Leur protoplasme contient de fines granulations. Jamais je n'ai observé

l'issue des cellules propres dans la cavité du cœur branchial. Je ne dirai rien des vaisseaux et des fibres conjonctives ou musculaires, ces éléments étant semblables à ceux que j'ai décrits chez le Poulpe.

Valeur physiologique de l'appendice du cœur branchial et corrélation appendiculo-cardiaque. — Quel est le rôle de l'appendice chez le Poulpe et chez la Seiche? La description morphologique me permet *à priori* d'attribuer un rôle d'excrétion externe à l'appendice de la Seiche et de le nier chez le Poulpe. Le tissu propre lui-même paraît n'avoir pas la même fonction chez ces deux animaux. Chez le Poulpe le carmin d'ammoniaque des injections physiologiques se fixe sur les granulations jaunes des cellules à boule qui contiennent celles du cœur au niveau du pédicule. Mais les cellules propres ne prennent pas la couleur. La réaction des bases puriques ne donne pas de résultats appréciables. Chez la Seiche au contraire, les cellules propres fixent nettement le carmin et, autant qu'il est possible de l'observer, la réaction argentique donne sur les granules des cellules propres une teinte analogue à celle obtenue dans les mêmes conditions sur les granules des cellules du cœur branchial. Les injections de substances inertes granuleuses comme l'encre de Chine ou le noir de l'animal même montrent que de nombreuses cellules conjonctives de l'appendice du Poulpe ont un pouvoir phagocytaire qui n'existe pas chez la Seiche. La perte du pouvoir excréteur de l'appendice du Poulpe paraît être complète, ce que confirment aussi les injections de bleu de méthylène employé suivant ma technique. Ces résultats joints aux considérations théoriques précédentes tendent à prouver que l'appendice de la Seiche a un rôle excréteur que celui du Poulpe n'a pas.

La comparaison de la structure de l'appendice et de celle du cœur branchial dans les différents groupes de Céphalopodes va me permettre d'émettre une hypothèse susceptible d'expliquer la présence de boules dans les cellules cardiaques du Poulpe et leur absence dans celles de la Seiche. Chez la Seiche le cœur branchial ne possède pas de boules; l'appendice est grand; les cellules qui le tapissent intérieurement et extérieurement ont un pouvoir excréteur considérable attesté entre autre par la présence d'une bordure en brosse bien développée. Chez le Poulpe le cœur branchial est bourré de boules; l'appendice est petit; les cellules qui revêtent ses parois et les diverticules de sa cavité n'ont qu'un pouvoir d'excrétion très réduit; la brosse est inexistante. Chez les autres Céphalopodes il y a toujours, comme dans les deux types précédents, un rapport inverse entre le pouvoir excréteur de l'appendice et la présence de boules dans les parois du cœur. Les Octopodes (*Eledone moschata* Lam.) se comportent à ce point de vue comme le Poulpe, les Décapodes (*Loligo vulgaris* Lam. *Sepolia Rondeleti* Leach) comme la Seiche.

J'arrive donc à cette conception nouvelle que le cœur branchial devient un rein d'accumulation chez les Octopodes par suite de l'absence du pouvoir excréteur de l'appendice, son exutoire naturel chez les Décapodes. Dans le cas où l'appendice élimine du liquide en abondance, comme chez la Seiche, ce liquide entraîne les substances puriques élaborées dans les cellules du cœur branchial qu'il baigne antérieurement et les boules ne se forment pas. Dans le cas où l'élimination appendiculaire est ralentie et presque inexistante, comme chez le Poulpe, les substances puriques ne sont plus entraînées. Elles s'accumulent dans les cellules mêmes qui les forment et donnent les grosses boules dont

nous avons étudié la genèse. Telles sont les conclusions logiques que je déduis de l'examen comparatif des faits.

On pourrait imaginer des moyens de vérifier expérimentalement cette hypothèse. Le premier consisterait à lier le pédicule de l'appendice du cœur branchial de la Seiche. L'excrétion serait presque totalement supprimée puisqu'il ne subsisterait comme cellules à brosse que celles du revêtement externe du cœur branchial. Des concrétions se formeraient peut-être à la longue. Je n'ai malheureusement pas pu réaliser cette expérience. L'autre réside dans l'étude comparative de l'évolution des granulations cellulaires colorées après des injections physiologiques de carmin. Alors qu'au bout d'un mois chez la Seiche il ne subsiste pour ainsi dire plus de trace de l'injection colorée, chez le Poulpe les grosses boules, qui se forment comme je l'ai montré aux dépens des granulations, sont alors teintées par le carmin; c'est la démonstration de l'excrétion de la substance dans le premier cas, de son accumulation dans le second, et une probabilité en faveur de mon hypothèse.

Conclusions. — En résumé, l'appendice du cœur branchial a un pouvoir excréteur chez les Décapodes et non chez les Octopodes. L'absence du pouvoir excréteur de l'appendice est compensé chez ces derniers animaux par la fonction accumulatrice qu'ont les cellules du cœur branchial.

Elle l'est aussi autrement ainsi que va le montrer l'examen des parois du coelome où sont enfermés les appendices.

§ 4. — Cœlome péri-appendiculaire.

SOMMAIRE. — Données antérieures. — Description personnelle. — Valeur physiologique du canal réno-péricardique. — Conclusions.

Données antérieures. — Les cœurs branchiaux et leurs appendices (fig. 7) sont chez la Seiche situés avec le cœur dans la portion supérieure d'une vaste poche cœlomique cardio-génitale. Cette poche se bifurque à son sommet en deux cornes dont chacune s'ouvre par un entonnoir cilié dans le sac rénal légèrement au-dessous du pore excréteur correspondant. La glande génitale occupe la portion inférieure et possède un conduit efférent propre. Les deux portions cardiaque et génitale du cœlome sont séparées par un rétrécissement de cette cavité.

Chez le Poulpe le cœlome est considérablement réduit. Il ne renferme plus que les appendices des cœurs branchiaux et la glande génitale. Un entonnoir cilié coiffe chaque appendice et débouche dans le sac rénal correspondant près du pore urinaire comme chez la Seiche. Chaque entonnoir ne communique plus avec le cœlome génital que par un petit canal, le canal aquifère. Les rapports anatomiques de cet entonnoir sont chez le Poulpe assez mal connus malgré le travail de NAEF (1912); je les décrirai succinctement. Le rôle du canal réno-péricardique n'a jamais été déterminé d'une façon précise; je lui consacrerai une partie de mon étude.

Description personnelle. — Le Poulpe possède deux sacs rénaux, égaux, indépendants et symétriques. Chaque sac rénal est incomplètement cloisonné en deux loges par un

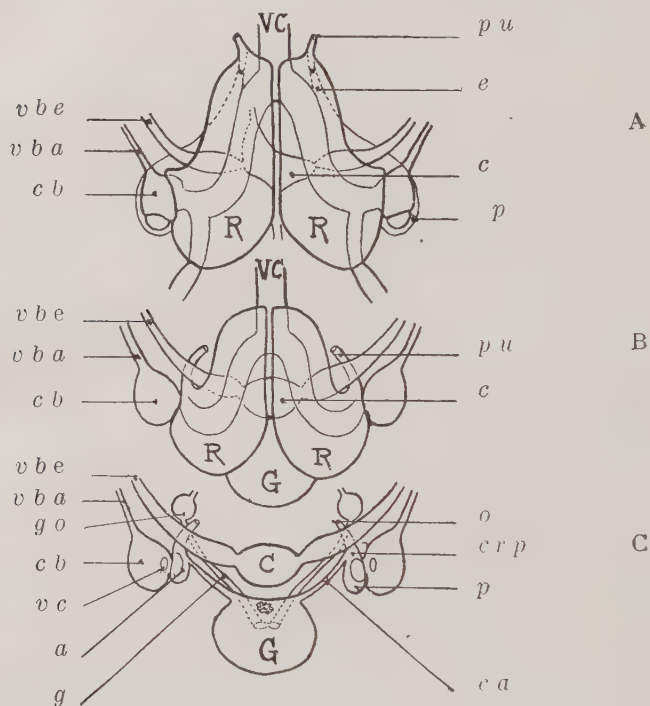


FIG. 7. — Rapports des vaisseaux, du coelome et des reins chez *Sepia* et *Octopus*, d'après Naef.

A. — Chez *Sepia* : R sac rénal; p u pore urinaire; v c veine cave; c b cœur branchial avec au-dessous son appendice; v b a vaisseau branchial afférent; v b e vaisseau branchial efférent; C cœur; p poche coelomique contenant le cœur branchial et son appendice; e entonnoir péricardique faisant communiquer le coelome cardiogénital avec le sac rénal et débouchant dans celui-ci au voisinage du pore urinaire.

B. — Chez *Octopus*, les sacs rénaux étant en place. R sac rénal; p u pore urinaire; G glande génitale; v c veine cave; c b cœur branchial; v b a vaisseau branchial afférent; v b e vaisseau branchial efférent; C cœur.

C. — Chez *Octopus* (femelle), les sacs rénaux et les appendices veineux étant réséqués pour montrer le coelome et ses conduits excréteurs; G glande génitale; g gonoducte; g o glande de l'oviducte; c b cœur branchial; a son appendice; v c section de la veine cave à son point d'aboutissement dans le cœur branchial; v b a vaisseau branchial afférent; v b e vaisseau branchial efférent; C cœur; p poche coelomique contenant l'appendice du cœur branchial; c r p canal réno-péricardique; o son orifice dans le sac rénal (en superposant les figures B et C, on voit qu'il est situé au voisinage du pore urinaire); c a canal aquifère.

septum qui va de la paroi ventrale à la paroi dorsale du sac. L'insertion ventrale du septum est une ligne horizontale reliant un point situé légèrement au-dessus du pore urinaire au bord externe du sac rénal. Le septum est oblique de haut en bas et se fusionne avec la paroi dorsale du sac pour en constituer la partie inféro-dorso-latérale. Son bord externe

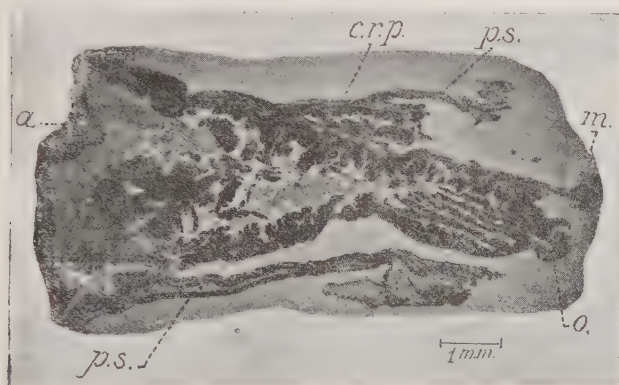


FIG. 8. — Canal réno-péricardique d'*Octopus vulgaris* Lam. en coupe frontale.

c.r.p. Canal rénopéricardique; *m.* méso qui cloisonne le sac rénal et dans lequel est contenu le canal sauf au niveau de sa partie terminale libre; *o.* orifice rénal du canal à l'extrémité de cette partie terminale libre; *ps. ps.* paroi du sac rénal; *a.* appendice du cœur branchial que coiffe les parois du canal réno-péricardique.

est accordé à la face externe du sac rénal. Son bord interne est libre et limite avec la veine branchiale, qui passe à ce niveau de la paroi postéro-interne à la paroi antéro-externe du sac, une boutonnière faisant communiquer les deux loges. Le corps spongieux appendu aux veines de la région occupe tous les espaces et forme une sorte d'hélice puisque, partant de la loge supérieure sous le septum, il s'enfonce, tourne par la boutonnière, longe la paroi interne du sac et

se termine sur le septum dans la loge inférieure. Le canal réno-péricardique a un trajet latéro-médian. Il chemine à l'intérieur de la face ventrale du septum et débouche sur cette face au voisinage du pore urinaire par une partie libre longue de quelques millimètres (fig. 8). Le canal coiffe l'appendice du cœur branchial et s'insère sur le cœur autour de cet appendice qui occupe le milieu de la partie antéro-interne de l'organe. Le canal est extrêmement plissé. Un sphincter termine sa partie libre. Du bord inférieur du canal à l'union du tiers interne et des deux tiers externes de ce bord part le petit canal aquifère. Il est contenu dans le septum. Il a un trajet oblique interne, croise sur sa face antérieure le canal génital qui, venu de la face antérieure du sac, passe par le septum sur la face postérieure du sac; il le croise vers le point où ce canal aborde la glande sexuelle, chemine entre ce canal et le segment interne et profond de la veine branchiale et s'ouvre dans le coelome de la glande génitale. Chez le mâle il n'existe pas de canal déférent droit, la direction et le trajet du canal aquifère restent les mêmes.

Le canal réno-péricardique est formé de dedans en dehors : 1° d'un épithélium prismatique simple cilié (Pl. I, fig. 5); 2° d'une paroi constituée par des fibres musculaires et du tissu conjonctif; 3° du tissu propre du septum dans lequel il chemine. L'épithélium se réfléchit sur les parois du cœur pour se continuer avec celui qui revêt l'appendice, il contourne le sphincter pour se prolonger par celui qui tapisse les sacs rénaux. A ces deux points de passage, il est plat et sans cils. Partout ailleurs il est cubique ou prismatique et cilié. Le noyau des cellules épithéliales peu chromatique est gros par rapport au cytoplasme et possède un volumineux nucléole plasmatique. Le cytoplasme contient à la base quelques bâtonnets plus ou moins perpendiculaires

à la basale et colorables par l'hématoxyline au fer employé suivant la technique mitochondriale de Regaud; au sommet, des grains qui réduisent légèrement l'argent utilisé dans les procédés de recherche des bases puriques. Les cils sont longs. Sur le frais on constate qu'ils battent tous du cœur vers le rein et que leur partie basale est immobile. Par la coloration de Prenant, ils prennent vivement l'éosine. Cette coloration m'a permis, en outre, de constater que les cils traversent une bordure en brosse, colorée par le vert lumière pour se terminer enfin sur des corpuscules basaux bien développés et fixant la laque ferrique. Les cils se prolongent par des racines. Le nombre des poils de la brosse est supérieur à celui des cils. La présence de la brosse et d'une polarisation cellulaire avec chondriocontes à la base et grains au sommet fait préjuger que cet épithélium n'est pas seulement vibratile, mais qu'il est encore glandulaire. L'expérimentation confirmera mon induction.

La paroi du canal comprend des fibres musculaires réunis en faisceaux entourés de tissu conjonctif. Les faisceaux sont plus spécialement longitudinaux dans la partie interne de la paroi et circulaires dans la partie externe. Les fibres musculaires sont des fibres lisses, à enroulement hélicoïdal des fibrilles, analogues à celles que MARCEAU a vues dans le manteau des Céphalopodes et à celles que j'ai décrites dans la paroi de la poche du noir. On trouvera la description et l'interprétation de ces éléments dans ce dernier travail. Le tissu conjonctif ne présente rien de particulier. Le tissu propre du septum est formé d'une abondante masse conjonctive avec quelques fibres musculaires du type précédent, des capillaires et des vaisseaux dont la structure est identique à celle rencontrée dans les mêmes éléments des autres organes. Elle sera rappelée à propos des corps spongieux.

Le canal occupe la partie ventrale du septum laissant la plus grande épaisseur du côté dorsal. L'épithélium de revêtement du septum est le même que celui qui revêt le reste du sac rénal; il sera décrit avec lui. Au niveau de la partie libre du canal, la masse conjonctivo-musculaire n'existe plus. Vers l'extrémité du canal réno-péricardique toutefois, quelques fibres musculaires forment une sorte de sphincter.

La structure du canal aquifère rappelle celle du canal réno-péricardique dont il n'est qu'un diverticule.

Valeur physiologique du canal réno-péricardique. — Quel est le rôle du canal réno-péricardique? Le canal réno-péricardique a été considéré comme un canal vecteur des produits d'excrétion de l'appendice par ceux des auteurs qui attribuent un rôle excréteur à cet organe. Par les cils qui battent de dedans en dehors ils facilitent l'expulsion de ces produits. Accessoirement ces cils ainsi que le sphincter terminal s'opposent à la pénétration des dicyémides qui pullulent dans le sac rénal. Jamais en effet je n'ai observé ces parasites dans le liquide canaliculaire obtenu par ponction, ou sur les coupes. Mais cette fonction vibratile n'est pas la seule. Les attributs glandulaires que cumule avec les attributs vibratiles l'épithélium du canal m'avaient fait penser qu'il devait avoir une fonction sécrétrice à côté de sa fonction vibratile. Une observation inédite, que je dois à l'obligeance de M. le professeur CUÉNOT vient à l'appui de mon hypothèse. M. CUÉNOT a constaté que le carmin ammoniacal des injections physiologiques se fixait non seulement dans le cœur branchial et son appendice, mais encore dans l'épithélium du canal. J'ai fait cette expérience et vu que le carmin se localisait sur les granules de sécrétion, tout comme dans le cœur branchial et son appendice. J'ai remar-

qué qu'il disparaissait quelques jours après l'injection. Le rôle sécréteur du canal était donc démontré. Les produits normalement excrétés par l'épithélium sont sans doute de nature purique comme ceux présents dans le cœur branchial, autant que permettent de l'affirmer les réactions micro-chimiques des bases puriques.

Chez la Seiche les deux entonnoirs qui font communiquer le cœlome avec le sac urinaire paraissent n'être que vibratiles. Le nombre de mes observations est à l'heure actuelle insuffisant pour me permettre de conclure d'une façon certaine sur ce point.

Conclusions. — En résumé mon travail établit les rapports anatomiques, la structure histologique et la fonction du canal reno-péricardique du Poulpe. Les cellules épithéliales qui le tapissent présentent la curieuse particularité d'être à la fois vibratiles et sécrétantes. Elles sont revêtues d'une bordure en brosse que traversent de longs cils vibratils. Elles éliminent le carmin ammoniacal des injections physiologiques.

J'ai étudié jusqu'à présent la partie la plus intéressante mais la moins importante de l'appareil urinaire des céphalopodes. Je vais examiner maintenant leur organe excréteur le plus considérable : les corps spongieux.

§ 5. — Corps spongieux et sac rénal.

SOMMAIRE. — Données antérieures. — Description personnelle : les corps spongieux, le sac rénal. — Conclusions.

Données antérieures. — Les corps spongieux des Céphalopodes sont appendus aux gros troncs veineux qui, venus

de tous les points du corps, se rendent aux branchies. Ce sont des dépendances creuses des veines, dépendances où le sang veineux pénètre librement. Entés sur les veines qui cheminent dans les parois du sac rénal, ils flottent dans ce dernier. On trouvera une description anatomique de l'appareil excréteur spongieux de la Seiche dans la monographie que JOUBIN (1900) consacre à ce Décapode et de celui du Poulpe dans le travail de MAYER et RATHERY (1907) sur le corps fungiforme de cet animal. L'excellente revue de STROHL (1914) et le travail de NAEF complèteront ces descriptions.

L'histologie du corps spongieux du Poulpe est à l'heure actuelle assez bien connue d'après les travaux de nombreux auteurs.

CUVIER (1817) décrit les corps spongieux comme des organes de l'espèce la plus singulière, de couleur jaunâtre, répandant quand on les presse une mucosité opaque et jaunâtre. Il admet l'existence de trous traversant les corps spongieux et faisant communiquer les veines avec les cavités actuellement appelées sacs rénaux.

Les corps spongieux des Céphalopodes ont été bien décrits par VIGELIUS (1880) d'après des pièces injectées et des coupes microscopiques examinées à un faible grossissement. VIGELIUS reconnut que les cellules épithéliales des corps spongieux sont revêtues d'un plateau strié et qu'elles contiennent à leur pôle apical de nombreuses granulations.

GROBBEN (1883) précisa nos connaissances histologiques sur ces éléments cellulaires. Il montra à la base des cellules l'existence de bâtonnets perpendiculaires à la vitrée. Pour GROBBEN les bâtonnets sont constitués par des granulations protoplasmiques alignées en file. La formation et l'orientation des bâtonnets seraient déterminés par le courant d'ex-

création qui traverse la cellule. GROBBEN constate et explique l'absence de bâtonnets en certaines régions de l'épithélium par le fait que l'élimination ne se produit pas dans toutes les parties du corps spongieux en même temps et avec la même intensité. GROBBEN confirme la présence de granulations au pôle apical des cellules et celle d'une bordure en brosse à leur surface.

MAYER et RATHERY (1907) étudient la structure du corps spongieux du Poulpe dans des conditions de fonctionnement normal et expérimental.

« Les papilles terminales des corps spongieux sont formées par un rang de grosses cellules. Ces cellules sont groupées autour d'un capillaire central d'où partent des capillules s'enfonçant entre les cellules. »

Les cellules épithéliales sont volumineuses à limites peu nettes. Leur protoplasme est finement réticulaire et granuleux, leur noyau souvent irrégulier renferme un nucléole et diverses mottes se colorant les unes en rouge par la fuchsine acide, les autres en vert par le vert de méthyle. Les enclaves intra-cellulaires sont de diverses sortes : granulations grosses, arrondies, ovalaires, colorables par la fuchsine acide, granulations petites colorables par le vert de méthyle, granulations graisseuses et enclaves lipoides. Mayer et RATHERY ne figurent pas les bâtonnets de GROBBEN. Ils confirment par contre la présence sur les cellules d'une cuticule striée. Les striations de cette cuticule ne sont pas aussi distinctes que dans la bordure en brosse du rein des Mammifères.

Au cours des éliminations provoquées, ces auteurs ne constatent aucune modification après injection intra-veineuse de pilocarpine, de phloridzine, de théobromine, de caféine.

Après injection intra-veineuse de chlorure de sodium,

de glucose et d'urée, c'est-à-dire dans tous les cas où s'est produit une élimination abondante d'eau ils observent une distension des papilles et un élargissement des capillaires. Le protoplasme devient aréolaire. « Il figure un rets à grandes mailles courant de la basale à la bordure. Ces mailles sont d'ailleurs de tailles inégales, elles sont surtout longues à la partie moyenne de la cellule. Au contraire, le protoplasme reste assez dense à la base et à la périphérie de la cellule. » Ce ne sont pas des vésicules bien limitées à parois distinctes, mais bien de grandes aréoles comme celles que présente un tissu lâche. Les noyaux et les enclaves protoplasmiques ne subissent aucune modification, la brosse persiste toujours.

Dans une monographie de MEYER (1906) sur l'*Opistheutis depressa* (Ijima et Ikeda) nous noterons que cet auteur trouve à l'épithélium du sac rénal les caractères de celui des appendices. Cet épithélium aurait un rôle excréteur. MEYER constate en outre la présence dans l'épithélium de nombreuses cellules muqueuses dont l'excrétion conditionne peut-être la consistance pâteuse de la sécrétion émonctorielle des Céphalopodes.

Quelques cellules de la paroi de l'uretère auraient chez *Sepia* et *Eledone* une fonction excrétrice attestée par la présence des granules intracellulaires. Celles du sac sont plates et ne renferment chez *Eledone* que des gouttelettes brillantes.

Dans les sacs rénaux s'observent des concrétions ou cristaux rhomboïdaux rouges chez la Seiche, plus ou moins jaunâtres chez le Poulpe et toujours en abondance des parasites spéciaux du corps spongieux les dicyémides.

La mucosité jaunâtre obtenue à la moindre pression fai-

sait déjà supposer à CUVIER (1817) que les corps spongieux étaient de véritables émonctoires.

Les injections physiologiques de matières colorantes montrèrent à SOLGER (1881) à KOWALEVSKY (1889) et à CUÉNOT (1899) que les néphridies rénales éliminent l'indigo. Elles ne prennent pas le carmin ammoniacal comme KOWALEVSKY et CUÉNOT le constatèrent.

Les concrétions et l'urine des Céphalopodes ont donné lieu à de nombreuses analyses chimiques.

Analysant les concrétions HARLESS (1847), P. BERT (1867), FRÉDÉRICQ (1878), BLASIUS, VIGELIUS (1889), KRÜKENBERG (1882), MARCHAL (1889); SCHÖNLEIN (1898) sont arrivés à des résultats divers. Les analyses de V. FÜRTH (1903) paraissent établir d'une façon certaine qu'elles renferment de l'acide urique. Cet acide urique est-il sécrété par les cellules rénales ou est-il formé par les dicyémides parasites constants des corps spongieux. SULIMA (1914) penche en faveur de cette dernière hypothèse mais c'est là un point qui n'est pas élucidé.

L'urine a été analysée par P. BERT (1867), L. FRÉDÉRICQ (1878), LINDEMANN (1900) et V. FÜRTH (1903). V. FÜRTH constate la présence d'hypoxanthine, d'albumine en grande quantité et d'une substance azotée acide qui forme de beaux cristaux et dont il n'a pu déterminer la nature. Ces données permirent d'affirmer que le corps spongieux est incontestablement un organe rénal.

Le fonctionnement du corps spongieux fut étudié entre autres par GOMPEL et V. HENRI (1900) et surtout par MAYER et RATHERY (1907). GOMPEL et V. HENRI remarquent par la méthode des injections physiologiques que la sécrétion paraît se présenter chez le Poulpe de la même façon que chez le chien par exemple. Partant d'une idée intéressante,

celle d'éclairer le mécanisme de la sécrétion urinaire des Vertébrés par l'étude de la même fonction chez les Invertébrés, MAYER et RATHERY choisissent comme objet d'étude le corps spongieux du Poulpe. Il n'existe en effet dans cet organe qu'une variété de cellules dont la structure rappelle celles des cellules du tube contourné des Mammifères. Lorsqu'un organe est un complexe d'éléments différents, comme le rein des Vertèbres, il est malaisé de démêler ce qui, dans le résultat fonctionnel global, est le propre de chacun des éléments constitutants. Avec le rein du Poulpe, aux cellules toutes semblables, MAYER et RATHERY pensaient réaliser une dissociation anatomique de l'appareil plus complexe des Mammifères qui permettrait de voir si de telles cellules sont à elles seules capables de sélectionner l'eau et les constituants de l'urine comme ces auteurs l'admettent pour celles du tube contourné.

Le rôle excréteur dévolu au cœur branchial et à son appendice ainsi qu'au canal réno-péricardique ne permettrait plus de considérer l'appareil urinaire du Poulpe comme un appareil simple homologue du seul tube contourné des Mammifères. La dissociation physiologique espérée n'a pas lieu. Les expériences de MAYER et RATHERY n'en demeurent pas moins intéressantes. Après avoir montré que la concentration moléculaire de l'eau de mer, du sang et de l'urine du Poulpe est la même, les trois liquides congelant à $-2^{\circ}24$, MAYER et RATHERY augmentent artificiellement la concentration du sang par l'injection de cristaalloïdes : glucose, chlorure de sodium, urée et constatent qu'au bout d'un certain temps la concentration normale est rétablie. Par des recherches de cryoscopie, ils établissent que cette régulation est le fait de l'hépatopancréas, et surtout de l'intestin et du rein.

L'élimination de la substance injectée ne provient ni d'une filtration mécanique, car le liquide sécrété est plus fortement concentré que le sang, ni d'un phénomène d'osmose ou de diffusion puisque la concentration différente du sang et de l'urine n'est pas compensée par l'eau dans le premier cas, par les cristalloïdes dans le second, mais résulte bien d'une activité spécifique des cellules rénales. Il se fait au niveau du rein un travail de concentration et aussi une véritable sélection des différents éléments à éliminer. Cette sélection peut être positive ou négative. Si on injecte une substance donnée et si on compare la concentration de cette substance dans le sang et dans l'urine, on voit qu'elle se trouve à une concentration plus forte dans le liquide excrété que dans le sang. C'est la sélection positive. Inversement la concentration des cristalloïdes autres que celui injecté est moins forte dans le liquide excrété que dans le sang. C'est la sélection négative. La cellule se trouve être à un moment donné, inégalement perméable aux différents éléments et à différents moments inégalement perméables à un élément donné. Ce sont là des phénomènes qu'aucune membrane physique simple ne présente. Les auteurs constatent ensuite une résorption possible du liquide urinaire après ligature des uretères, mais n'en localisent pas le lieu. La caféine, la théobromine, la phloridzine sont sans action sur le rein du Poulpe. La pilocarpine semble faire augmenter la richesse de l'urine en albuminoïdes, mais la concentration de l'urine et la teneur en sels n'est pas changée.

Description personnelle. — De l'exposé des connaissances antérieurement acquises sur les corps spongieux et les sacs rénaux, il résulte que plusieurs points sont obscurs.

Restant sur le domaine strictement histologique je noterai l'existence ou l'absence de bâtonnets basaux dans les cellules du corps spongieux, la nature et le rôle des granulations intracellulaires qui, aux dires de MAYER et RATHERY ne sont pas modifiées au cours d'hypersécrétions expé-



FIG. 9. — Corps spongieux de *Sepia officinalis* L. Flemming.
Hematoxyline au fer.

r épithélium rénal; *s* espaces sanguins entre les deux épithéliums d'une villosité; *d* diocytes occupant les sacs rénaux.

rimentales, la nature du sac rénal et son rôle passif, sécréteur ou résorbant.

Je décrirai le corps spongieux et le sac rénal en insistant plus particulièrement sur ces points.

Les corps spongieux. — Au faible grossissement (fig. 9)

on observe sur des coupes de corps spongieux de très nombreuses villosités en coupes transversales, obliques ou longitudinales. Ces dernières montrent que les villosités forment un ensemble de plissements irréguliers communiquant entre eux. Les villosités sont limitées par un épithélium simple. Le centre des petites villosités est occupé par un capillaire parfois rendu virtuel par suite d'un accolement de ses parois. Le capillaire, dans ces petites villosités, n'est séparé de l'épithélium que par une basale. D'autres fois quelques fibres conjonctives et musculaires pénètrent dans les villosités en même temps que les capillaires. Un vaisseau plus gros peut être intéressé par la coupe. Il existe toujours dans ce cas un capillaire contre l'épithélium et du tissu conjonctif avec fréquemment des fibres musculaires contre le vaisseau. Le fait essentiel est le contact direct et constant de l'épithélium et des espaces capillaires sanguins. Etudions au fort grossissement les éléments rencontrés dans le corps spongieux : épithélium, tissu conjonctif, muscles, veines, capillaires.

L'épithélium simple est prismatique (fig. 10 et 11). Sa face profonde est en rapport par une vitrée avec l'endothélium des capillaires. Sa face superficielle baigne dans les sacs urinaires. Les limites intercellulaires sont nettes.

Le noyau des cellules est médian. Il est rond ou irrégulier, mamelonné, dentelé. Ces déformations fréquentes dans les glandes augmentent la surface du noyau et facilitent les échanges nucléo-plasmiques. Le noyau présente les caractères structuraux de celui de toute cellule glandulaire. Il possède entre autres un nucléole plasmatique bien développé.

Le tiers inférieur du cytoplasme contient des bâtonnets parallèles au grand axe de la cellule. Ces bâtonnets me

paraissent appartenir à deux catégories différentes. Les uns partent de la vitrée et sont entièrement lisses. Ils ont tous les caractères de tonifibrilles. Les autres n'atteignent pas la vitrée et s'égrènent souvent à leur extrémité apicale. Leur aspect morphologique et leur affinité tinctoriale (coloration par le procédé de Regaud) me les font homologuer à des filaments chondrio-ergastoplasmiques semblables aux bâtonnets de Heidenhain du rein des Vertébrés. Comme eux le bleu de méthylène les colore au cours de son élimination rénale. Les bâtonnets existent donc contrairement à l'opinion de MAYER et RATHERY, ils existent toujours contrairement à celle de GROBBEN.

La nature chondriosomique de certains d'entre eux me paraît certaine. GROBBEN admet que la formation et l'orientation des bâtonnets constitués à son avis par des granulations protoplasmiques seraient déterminées par le courant d'excrétion qui traverse la cellule. Cette idée sera discutée dans la partie comparative du présent travail.

Le tiers supérieur du cytoplasme est rempli de granulations. Ces granulations sont de deux sortes : les unes sont grosses, ovalaires et peu colorables, les autres sont petites et colorables par les colorants basiques. Les granulations du premier type sont moins grandes chez la Seiche que chez le Poulpe (fig. 10 et 11) et souvent plus développées chez un animal âgé que chez un animal jeune. Elles sont réfringentes et jaunes et forment un amas vésiculeux au sommet de la cellule. Sur coupe à la congélation elles ont un aspect semi-fluide. Ne s'éclairant pas entre nicols croisés on peut affirmer qu'elles ne sont pas cristallines. Ne se colorant pour ainsi dire pas que les colorants basiques ou acides y compris la fuchsine acide, elles sont déjà chimiquement très évoluées. Seule la laque ferrique peu différenciée les teinte quel-

quefois. Elles sont solubles dans la potasse et résistent aux acides étendus. Elles donnent les réactions microchimiques des bases puriques. Elles prennent en effet une teinte noi-

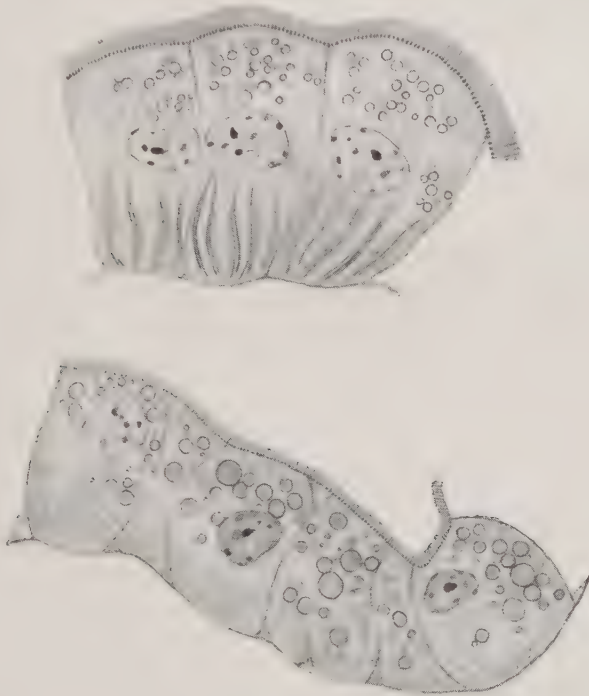


FIG. 10 et 11. — En haut : Cellules du corps spongieux de *Sepia officinalis*. Gr. $\times 1.000$ Zenker. Hématoxyline au fer. Eosine.

En bas. — Cellules du corps spongieux d'*Octopus vulgaris*. Gr. : $\times 1.000$ Zenker. Hématoxyline au fer. Eosine.

râtre par les méthodes argentiques plus ou moins spécifiques de ces bases, mais comme l'urine de *Sepia* ou d'*Octopus* contient des corps du groupe de la purine. (V. FÜRTH), comme d'autre part, l'argent réduit colore seules les granulations dans la cellule, il est très naturel d'admettre leur

nature purique. Contrairement à ce qui a été dit, les granules sont fonction de la sécrétion. La polyurie expérimentale réalisée par des injections intra-musculaires de pilocarpine (1 cm³ d'une solution à 1 %) fait diminuer leur nombre et leur taille, l'anurie expérimentale provoquée par des injections d'atropine (0,5 cm³ d'une solution à 1 %) paraît avoir fait un effet contraire. L'évolution des corps puriques étant vraisemblablement sous la dépendance de phénomènes d'oxydation diastasique, j'avais pensé qu'il serait peut-être possible de mettre en évidence une diastase oxydante au niveau des granulations. La recherche des oxydases pratiquée sur coupes à la congélation fut négative. J'ai essayé d'injecter séparément de la paraphénylène-diamine et du naphthol α espérant déceler de la sorte les organes riches en oxydases. Ce procédé ne m'a donné aucun résultat. De telles constatations ne permettent pas de nier l'existence d'une diastase oxydante dans le corps spongieux, de nombreuses oxydases spécifiques ne donnant pas la réaction de l'indophénol ou de la benzidine. Deux points restent maintenant à établir, l'origine des granulations, leur destinée.

Les petites granulations jaunâtres ont une taille qui n'excède pas celle des petits grains basophiles que je vais étudier, les deux sortes d'éléments sont mélangés au pôle apical des cellules. Par des colorations à la fuchsine acide ou au vert de méthyle il semble que certains des petits grains jaunes ont conservé la possibilité de se colorer par le vert de méthyle comme ceux de l'espèce basophile. Les colorations à l'hématoxyline au fer donnent les mêmes indications mais je n'en veux rien conclure, l'hématoxyline selon les degrés de la différenciation fournissant des résultats trop variables. Cet ensemble de faits porte à penser que les granulations basophiles sont la première forme apparente des

granulations jaunes. Les granulations jaunes ne sont pas éliminées en nature. On n'observe jamais en effet de rupture de la cuticule des cellules et on ne rencontre pas de granulations dans l'urine. Les granulations se redissolvent et leur substance filtre à l'état de solution à travers la cuticule mais la dissolution doit être insuffisante, puisque l'accumulation des corps puriques est fréquente chez les animaux âgés.

Les petites granulations basophiles sont bien mises en évidence par le vert de méthyle. L'hématoxyline au fer les colore également sur des préparations obtenues par le procédé de Regaud, elles semblent provenir de l'égrènement des chondriocontes basaux.

Les granulations graisseuses ou enclaves lipoides décrites par MAYER et RATHERY sont très rares.

Le cytoplasme peut présenter des vacuoles au cours des polyuries. Les espaces observés sont-ils de véritables vacuoles ou au contraire des aréoles cytoplasmiques? Discussion sans intérêt, les premières n'étant sans doute qu'un degré plus évolué des secondes.

La cellule est revêtue d'un bordure en brosse que le vert lumière utilisé dans la coloration de Prenant colore électivement. Cette brosse est plus haute chez la Seiche que chez le Poulpe (fig. 10 et 11).

Sa hauteur est donc inversement proportionnelle à la grosseur des granulations. La bordure a pu être homologuée à celle du tube contourné du rein des Mammifères et avec elle considérée soit comme formée de cils agglutinés, soit comme déterminée mécaniquement dans une cuticule homogène par le passage du liquide excrété.

Les corpuscules basaux mis en évidence par une coloration à l'hématoxyline au fer convenablement regressée sont

très nets. Ils peuvent aussi être révélés par des méthodes argentiques. Ils ne paraissent pas dûs à une fragmentation irrégulière de la cuticule, mais appartenir aux poils de la brosse auxquels ils correspondent toujours. Ces corpuscules ont-ils la valeur d'un appareil centrosomique? Il n'est pas permis de l'affirmer.

La nature du produit sécrété, la polarisation de la cellule jointe à l'étude de l'élimination des matières colorantes, indigo carmin, bleu de méthylène, qui traversent là comme chez les Vertébrés la cellule de dedans en dehors, montrent que la cellule du corps spongieux est une cellule rénale excrétrice dont les analogies sont très grandes avec celles du tube contourné des Vertébrés. Par les granules puriques qu'elle contient elle annonce les boules et les concrétions que nous avons déjà rencontrées et rencontrerons encore soit dans des reins clos, soit dans des reins ouverts.

Le tissu conjonctif des corps spongieux est très peu abondant il ne présente rien de spécial.

Les fibres musculaires isolées ou en très petits faisceaux sont des fibres musculaires du type strié composé, c'est-à-dire avec membranes Z. J'ai observé la terminaison de certaines d'entre elles sur la basale de l'épithélium (Pl. III, fig. 18). Les vaisseaux (Pl. III, fig. 19) présentent les caractères des autres vaisseaux des Céphalopodes décrits par ARGAUD (1908). Ils comprennent de dedans en dehors un endothélium; une limitante interne non élastique; des fibres conjonctives longitudinales, des fibres musculaires circulaires séparées par des espaces presque aussi larges qu'elles et réalisant sur une coupe longitudinale l'aspect des somites placés le long du prolongement céphalique d'un embryon de Vertébrés, du tissu conjonctif adventiciel avec quelques fibres musculaires longitudinales.

La différenciation de la limitante, des fibres conjonctives et des fibres musculaires est particulièrement belle sur des préparations colorées par la coloration trichromique de Preuant où la limitante et les fibres conjonctives colorées électivement en vert tranchent sur le reste de la préparation.

Les capillaires sont limités par un endothélium dont on aperçoit les noyaux de place en place, surtout dans les parties terminales des villosités. Cet endothélium est souvent accolé à l'épithélium de revêtement des corps spongieux d'une façon tellement intime qu'il paraît ne plus exister. Les capillaires décrits par MAYER et RATHERY comme s'enfonçant entre les cellules sont rares après une bonne fixation et n'existent qu'aux endroits où l'épithélium décrit une forte convexité externe.

Dans les sacs rénaux pullulent de nombreux parasites souvent intéressés par les coupes. Ce sont les dicyémides.

On y rencontre en outre des concrétions rhomboïdales, rouges chez la Seiche, plus ternes chez le Poulpe, et formées d'acide urique (v. FÜRTH). L'acide urique a-t-il été éliminé sous cette forme par les corps spongieux ou s'est-il formé ultérieurement dans les sacs rénaux aux dépens de substances puriques éliminées à un état moins évolué? On a fait jouer un rôle aux dicyémides dans sa formation. Ce rôle me paraît assez improbable car des concrétions de même nature se rencontrent dans bien d'autres groupes où l'organe rénal n'est pas parasité. La question de l'origine des cristaux est difficile à résoudre. Il faudrait déterminer la nature purique exacte des granulations intracellulaires par un moyen microchimique. La réaction de la murexide intracellulaire n'a pas une grande valeur car l'action de l'acide nitrique sur le noyau de la cellule forme des bases xanthiques qui faussent la réaction et les solvants qui pouvaient permettre

d'isoler la substance des grains ne manquent pas d'entraîner aussi l'acide urique des concrétions du sac, ce qui ne permet plus de conclure.

Le sac rénal. — Nous avons vu que le sac rénal a été considéré soit comme sécrétant, soit comme résorbant une partie de l'urine. Son étude cytologique me permettra de savoir s'il constitue un simple réservoir ou s'il possède un des rôles qui lui ont été attribués.

Le sac rénal est revêtu d'un épithélium simple assez plat. Sa paroi est formée d'une mince couche de tissu conjonctif et de fibres musculaires homogènes à enroulement hélicoïdal orientées dans différents sens. Pour la description et l'interprétation de ces éléments d'un type un peu particulier je renvoie, comme pour les fibres du canal réno-péricardique, à l'étude de MARCEAU sur les muscles du manteau des Céphalopodes et à la mienne sur les muscles de la poche du noir de ces animaux. Extérieurement les fibres musculaires sont entourées d'une adventice conjonctive revêtue elle-même sur sa face intrapalléale d'un épithélium prismatique simple semblable à celui qui recouvre les autres organes en rapport avec cette cavité. L'épithélium interne contient quelques cellules muqueuses que j'ai colorées par la coloration trichromique de Prenant (éosine-hématoxyline au fer vert lumière) ou celle de Masson (hémalum, jaune métanile-muci-carmin). La consistance glaireuse de l'urine des Céphalopodes est sans doute due à la sécrétion de ces éléments.

Dans les deux types examinés (*Sepia et Octopus*), le sac ne paraît participer ni à une sécrétion, ni à une résorption de liquide urinaire. Le pouvoir résorbant du sac reconnu par MAYER et RATHERY ne peut être considéré comme naturel puisqu'il n'a pu être observé qu'après ligature des

uretères et une distension consécutive anormale du sac par du liquide urinaire. C'est imbus des idées fausses de LUDWIG que de nombreux auteurs ont voulu retrouver chez les espèces animales les plus diverses une résorption urinaire qui paraît bien improbable.

Conclusions. — En résumé le corps spongieux est composé de cellules à polarité sécrétoire marquée. Je montre l'existence constante de bâtonnets de Heidenhain à la base des cellules, la nature purique des grains de sécrétion apicaux et leur rapport avec la sécrétion. Je confirme l'excrétion urinaire par dialyse à travers une bordure en brosse constante. Les grains de sécrétion sont plus gros chez le Poulpe que chez la Seiche, la brosse est par contre plus haute chez la Seiche que chez le Poulpe. **Les grains augmentent** avec l'âge. Je montre l'existence de fibres musculaires striées du type composé dans les corps spongieux, fibres qui, partant des vaisseaux, s'insèrent sur la basale de l'épithélium. Le sac rénal est tapissé d'un épithélium simple de revêtement avec quelques cellules muqueuses. Le sac paraît n'avoir qu'un rôle de réservoir.

§ 6. — Foie et intestin.

L'excrétion par l'appareil rénal n'est pas la seule. Chez de nombreux Invertébrés on a reconnu au foie et à l'intestin une fonction excrétrice. Chez les Céphalopodes FRENZEL (1886) et ENRIQUES (1902) nient au foie cette fonction. Elle paraît néanmoins exister. MAYER et RATHERY (1907) après injection intra-veineuse de divers cristalloïdes, glucose, urée, chlorure de sodium, constatent par la cryoscopie

que la concentration normale du sang est rétablie au bout d'un certain temps grâce à l'activité du foie et de l'intestin tout comme à celle du rein. Un abaissement du point de congélation dans ces organes le prouve. L'intestin était enfermé entre deux ligatures pour éviter une résorption possible du liquide excrété par le foie.

CUÉNOT (1907) reconnaît qu'une des variétés de cellules hépatiques élimine l'Iodgrün et l'Eichtroth E. Les cellules qui éliminent les couleurs sont des cellules vacuolaires « caractérisées par la présence d'une ou plusieurs vacuoles à concrétions internes. Les vacuoles et les magmas à cristaux sont rejetés périodiquement au dehors ». Dans le schéma qu'il donne des cellules du foie, CUÉNOT figure les cellules vacuolaires comme des cellules allongées à noyau basal et à énorme vacuole distale avec des concrétions internes et représente sur la cellule une sorte de brosse. Ces caractères sont ceux que nous sommes habitués à rencontrer dans les cellules rénales. Les cellules de l'intestin, du fait de l'absorption, ont déjà les attributs des cellules glandulaires et possèdent une brosse. Si la même cellule absorbe et excrète, elle aura, comme chez les Vertébrés, une polarité double. L'étude des cellules excrétrices du foie et de l'intestin, très intéressante en elle-même, l'est moins au point de vue comparatif car elle rentre dans celle du cas le plus commun. Je ne l'ai pas entreprise.

CHAPITRE IV

LAMELLIBRANCHES

SOMMAIRE. — Données antérieures. — Observations personnelles. Reins. Glandes péricardiques. — Conclusions.

Données antérieures. — Les reins des Lamellibranches font, suivant le type normal de l'appareil urinaire des Mollusques, communiquer le péricarde avec l'extérieur. Ils baignent dans le sang allant aux branchies. Au nombre de deux, ils sont symétriquement placés à la partie postérieure du corps et s'étendent de la région péricardique jusqu'au muscle adducteur postérieur en général. Chaque rein est replié sur lui-même de façon à avoir ses deux orifices péricardique et extérieur en avant. La paroi du rein est lisse chez les types inférieurs, plissée chez les autres. Des modifications profondes peuvent se produire; en voici quelques-unes : la branche postéro-antérieure terminale se transforme en simple canal excréteur (Naïades), les deux reins communiquent entre eux par exemple chez les Myes. Ils se ramifient à l'extrême et s'étendent à la surface de la masse viscéral. L'huître en est le meilleur exemple. Ils peuvent se prolonger fort en avant comme chez les moules. L'appareil urinaire sert de conduit génital dans les formes primitives. Dans les autres, rein et glande génitale ne débouchent plus que par un orifice commun (*Ostrea*) ou distinct sur une papille unique (*Mytilus*) ou séparément (cas le plus général). Les travaux qui ont permis d'établir ces données ana-

tomiques sont nombreux. On trouvera dans la revue de STROHL mention de ceux de LACAZE-DUTHIERS (1855), GRIESBACH (1877), SABATIER (1877), RANKIN (1890), BEUK (1899), PELSENEER (1906), BOURNE (1907), OHDNER (1912) auxquels il convient d'ajouter celui de FERNAU (1914) paru postérieurement à cette revue. Dans les sacs rénaux de nombreux groupes et parfois même sous l'épithélium glandulaire, existent souvent des concrétions ou néphrolithes dont LETELLIER (1887) étudia la genèse chez la moule.

Les reins ne sont pas les seuls organes urinaires. Les glandes péricardiques participent aussi à l'excrétion. Elles sont localisées suivant les types de Lamellibranches sur les oreillettes auxquelles elles donnent une couleur brunâtre ou auprès des oreillettes ou même sur la paroi antérieure du péricarde et dans des diverticules de celui-ci à l'intérieur du manteau. Bien étudiées par GROBBEN (1888), CUÉNOT (1899), SASSI (1903), BOLTZMANN (1906), BOURNE (1907), on peut d'après STROHL, dresser le tableau suivant de leur répartition :

Glandes péricardiques vestibulaires seulement	Glandes péricardiques palléales	Les deux sortes de glandes péricardiques		Pas de glandes péricardiques
		A (avec prédomi- nance du type vestibulaire	B (avec prédomi- nance du type palléale	
Pectunculus, Arca, Litho- domus, My- tilus, Saxica- va, Aenigma.	Sphærium (Cyclas) cor- neum, Mon- tacula, Aet- heria tubi- fera, Tridac- na.	Pecten, Spon- dylus, Lima, Ostrea, Melea- grina, Astarte.	Dreissensia, Unio, Anodon- ta, Venus, Car- dium, Scrobic- ularia, Solen, Pholas, Teredo, Mya, Cyprina.	Nucula, Pin- na nobilis.

Citons enfin un organe particulier qui morphologiquement n'appartient pas à l'appareil urinaire, mais qui, phy-

siologiquement, doit lui être rattaché. Il a été décrit par STENTA (1906) et GRAVE (1909) dans le genre *Pinna*. Cet organe, appelé glande de Poli, mériterait d'être étudié au point de vue cytologique, mais comme il ne représente pas un type particulier de cellules rénales, je n'ai pas entrepris cette étude.

Au point de vue chimique de nombreuses analyses ont été faites tant sur les concrétions urinaires que sur l'urine elle-même. Des résultats très différents ont été obtenus. Dans les concrétions intrarénales de *Pectunculus*, SIEBOLD (1848) trouve de l'acide urique, du phosphate de chaux et de magnésie alors que VOIT (1860) n'y décèle ni acide urique, ni guanine, ni xanthine. Dans celles de *Pinna* de LACAZE-DUTHIERS (1855), SCHLOSSBERGER (1856), KRÜKENBERG (1882), constatent l'absence d'acide urique. SCHLOSSBERGER (1856) y trouve en abondance du phosphate de chaux et de magnésie. KRÜKENBERG (1882) ne décèle pas davantage d'acide urique dans les concrétions de *Spondylus*, *Mastra*, *Ostrea*, *Tapes*, *Mytilus* et *Pecten*. LETELLIER (1887) chez la Moule et Cythérée, retire des concrétions des phosphates et un peu d'oxalate de chaux.

Presque tous les auteurs nient la présence d'acide urique dans l'urine (VOIT (1860) chez *Unio*, GRIESBACH (1876) chez *Anodonta*, KRÜKENBERG (1882) chez *Pinna*, MARCHAL (1889) et LETELLIER (1887) chez *Mytilus*). LETELLIER (1887) trouve chez la Moule de l'urée, de la créatinine, du phosphate de fer, mais pas d'acide urique.

Dans les glandes péricardiques du même animal, LETELLIER (1891) a décelé de l'acide hippurique.

L'étude physiologique de l'excrétion a été surtout faite par la méthode des éliminations de matières colorantes. GROBBEN (1888) KEWALEVSKI (1889), CUÉNOT (1899) ont

montré que le corps de Bojanus élimine l'indigo-carmin et les glandes péricardiques le carmin ammoniacal des injections physiologiques. Ce dernier auteur observe un curieux déplacement des cellules à carminates dans la série des Lamellibranches « d'abord éparses dans le tissu conjonctif du corps entier avec prédominance dans la paroi auriculaire (*Pecten maximus*), elles se concentrent uniquement dans cette dernière (*Ostrea*); puis elles passent toutes à la surface externe de l'oreillette (*Mytilus*), enfin l'épithélium péricardique s'invagine profondément dans le tissu du manteau pour former deux glandes tubulaires. » EMEJANENKO (1910) chez *Anodonta* recherche les processus cytologiques de l'élimination de l'indigo carmin et du carmin de lithium. Partisan de la théorie de GURWITCH, il localise la couleur à l'intérieur de vacuoles qui expulsent ensuite leur contenu. EMEJANENKO expérimente aussi sur *Helix*. Je rapporterai plus complètement ses expériences dans le chapitre consacré aux Gastéropodes.

L'étude histologique de l'appareil excréteur des Lamellibranches a souvent été assez superficielle. LACAZE-DUTHIERS (1885) dans son travail d'ensemble sur le rein des Acéphales n'utilise que des écrasements de glandes. Les travaux parus depuis sont presque tous des monographies. Aucune idée générale ne s'en dégage. La plupart des auteurs décrivent les cellules bojanienues comme de gros éléments avec des vacuoles contenant des concrétions brun-jaunâtre. Il en serait ainsi chez *Ostrea* et *Pecten* selon KELLOG (1890), chez *Anomia* selon SASSI (1903), chez *Pecten* selon DAKIN (1909), chez *Pinna* selon GRAVE (1909). Cependant tous les auteurs ne sont pas du même avis : BOUTAN (1900), ne figure pas de vacuoles dans les cellules de la moule; RANKIN (1890) et SCHNEIDER (1902) chez *Anodonta*; BEUCK (1899) chez

Teredo nient la présence de vacuoles à l'état normal tout au moins. Les vésicules d'excrétion que ce dernier auteur a observées chez *Teredo* traduiraient des phénomènes de dépérissement. Les concrétions seraient au sein même du cytoplasme.

Ces éléments ont été considérés comme formés de couches concentriques autour d'un centre le plus souvent unique (KELLOG 1890).

Une bordure en brosse très délicate a été enfin décrite chez *Anodonta mutabilis* par SCHNEIDER (1902). Un grand cil implanté sur un diplosome a été vu par le même auteur sur les cellules du canal urinaire. RANKIN (1890) avait auparavant signalé la présence de plusieurs cils sur les mêmes cellules. Le canal excréteur possède également des cellules muqueuses (SCHNEIDER, 1902).

Dans ces dernières années, l'étude histologique de l'appareil excréteur de l'*Anodonte* a été reprise par FERNAU (1914). L'auteur étudie successivement le sac rénal, le canal rénopéricardique, son entonnoir et l'uretère. Le tissu conjonctif du sac rénal est peu épais. On y rencontre des fibres conjonctives et quelques fibres musculaires isolées. Il est creusé de vastes lacunes où circule le sang. L'épithélium rénal est simple. Les cellules épithéliales sont toutes semblables. Ce sont des éléments prismatiques à surface légèrement convexe et à cadre de fermeture très net. Leur cytoplasme est assez clair, presque homogène. Il forme un réseau fin et irrégulier, surtout apparent sur les côtés et à la base des cellules. Leur noyau renferme un gros nucléole et occupe le centre de la cellule. Les cellules sont recouvertes d'une bordure en brosse qui disparaît pendant l'excrétion. Elles possèdent aussi quelques cils vibratiles répartis sans ordre et implantés sur des corpuscules basaux. Le battement des cils n'est pas

synchrone. Les cellules contiennent des concrétions opaques et brillantes dépourvues de structure radiaire ou concentrique. Ces concrétions inattaquables par l'eau ou l'alcool sont solubles dans la potasse. Contrairement à l'opinion de LEYDIG aucune vacuole ne les contient. FERNAU décrit enfin à la base des cellules des formations qu'il rapproche des plastosomes et des plastocontes et au pôle apical de petites vacuoles.

Le canal réno-péricardique entouré de tissu conjonctif à cellules souvent étoilées est formé d'un épithélium simple dont les éléments plutôt cubiques que prismatiques renferment peu de granules de sécrétion. Le tissu conjonctif de l'entonnoir est plus épais. De nombreuses fibres musculaires le parcourent. L'ouverture de l'entonnoir est tapissé de cellules à flammes vibratiles. Le reste de sa surface est revêtu de cellules à cils plus courts et de cellules muqueuses qui compriment les précédentes. L'épithélium de l'uretère repose sur un fin réseau de fibres élastiques et comprend des cellules muqueuses.

Dans les sacs rénaux de nombreux groupes de Lamellibranches ou même dans le tissu conjonctif périrénal on a constaté, comme nous l'avons dit, des concrétions ou néphrolithes (LACAZE-DUTHIERS, VOIT, LETELLIER). LETELLIER (1891) a considéré ces formations comme pathologiques contrairement à KRÜKENBERG (1881) qui leur faisait jouer par leur nature chimique le rôle de neutralisateur des acides de l'organisme.

Les glandes péricardiques sont comparables aux chloragènes des Annélides. Excroissances glandulaires de l'épithélium coelomique elles sont comme le coelome très réduites chez les Mollusques. Elles se développent sur la péricarde dernier reste de la cavité générale. Chez les Mollusques le

péricarde communique généralement avec le rein et les produits excrétés sont le plus souvent éliminés par le canal urinaire. Il n'en est cependant pas toujours ainsi. La communication entre le rein et les glandes péricardiques peut manquer. La glande est alors une glande close. Elle excrète dans le coelome comme les excrétophores des Annélides ou les organes globoïdes des Oursins.

Les cellules qui revêtent soit la péricarde, soit les oreillettes ont été décrites par GROBBEN (1886-1888) et plus récemment par BOLTZMANN (1906). Elles présentent des vacuoles, des concrétions ou des concrétions envacuolées, suivant les espèces.

Les glandes péricardiques puisent les substances à élaborer dans le sang qui les baignent. GROBBEN, BOLTZMANN ont constaté des cellules conjonctives sous-jacentes à l'épithélium chargées de granulations de même nature et pensent qu'elles peuvent céder ces granulations aux cellules épithéliales.

Le mode d'excrétion des glandes péricardiques a donné lieu à plusieurs interprétations.

GROBBEN croit que les cellules entières se détachent et tombent dans la lumière des glandes péricardiques. Il retrouve les cellules dans les produits d'excrétion.

CUÉNOT admet que les boules seules sont expulsées de la cellule. Si les glandes sont dépourvues de canaux excréteurs les boules sont capturées « par des phagocytes qui les transportent hors des glandes et les disséminent dans toutes les lacunes. Quelques-uns de ces phagocytes s'échappent par diapédèse à travers les épithéliums des branches, des palpes, etc. et tombent dans l'eau ambiante; le reste des phagocytes se fixe à demeure dans le tissu conjonctif ».

L'opinion de BOLTZMANN est éclectique. Elle admet que le mode d'excrétion décrit par GROBBEN et celui observé par CUÉNOT sont tous deux réalisés.

D'après DAHLGREN et KEPNER (1908) la glande péricardique d'*Unio* produirait des amibocytes à l'intérieur desquels se formeraient les produits d'excrétion.

Observations personnelles. — Ce rappel historique montre que la cytologie de l'appareil excréteur des Lamelli-branches est peu connue. On a soutenu la présence ou l'absence de vacuoles, d'une bordure en brosse et de cils vibratiles. Il importe d'examiner les cellules rénales de plusieurs groupes afin de voir si, comme on le sait depuis R. PERRIER pour les Prosobranches, les éléments rénaux des Lamelli-branches ne présenteraient pas une évolution progressive susceptible d'expliquer des différences de structure. Les types cellulaires, une fois connus, il conviendra d'étudier ceux qui s'écartent le plus du type habituel de cellule rénale, tel que nous l'avons rencontré chez les Céphalopodes. Les glandes péricardiques offrant un mode d'excrétion particulier devront retenir ensuite notre attention.

Les reins de la moule (*Mytilus edulis* L.) constituent deux sacs allongés, situés de chaque côté de la masse viscérale. Ils communiquent avec le péricarde par le couloir péricardique de SABATIER. Ils s'ouvrent à l'extérieur à peu près en leur milieu par un petit orifice distinct de celui des organes génitaux sur une papille commune à ces deux orifices. Ils sont en rapport du côté dorsal, c'est-à-dire du côté de l'insertion des branchies, avec des espaces remplis de sang veineux allant à la branchie. Du côté ventral, c'est-à-dire du côté du pied, ils sont au contact du tissu conjonctif lâche.

L'épithélium rénal (pl. III, fig. 20) est formé d'une seule assise de cellules prismatiques à limites intercellulaires bien marquées. Les cellules reposent sur un basale, une légère cuticule striée les recouvre.

Le noyau plus ou moins ovoïde est en général à la partie inférieure de la cellule, il possède un nucléole plasmatique bien développé. La moitié basale du cytoplasme est occupée par des bâtonnets perpendiculaires à la vitrée, la moitié apicale par des grains de sécrétion de taille différente. Parfois plusieurs grains s'accolent et se fusionnent en une masse unique. Un grand nombre de grains sont brun-noirâtre. Ces grains pigmentés sont insolubles dans les acides et les alcalis même concentrés. Les cellules sont inégalement remplies de produits de sécrétion; ils sont surtout abondants chez les animaux âgés. Cette accumulation est l'indice d'une excrétion ralentie.

Quel est le mécanisme de l'excrétion ? La dialyse et l'accumulation intracellulaire en considérant l'accumulation comme un mode d'excrétion en sont les deux modes. On a admis également un autre mode d'excrétion : c'est l'excrétion vésiculeuse. Il est toujours dangereux de parler d'excrétion vésiculeuse. Les artefacts peuvent si facilement se produire, soit après fixation, soit même après coupe par congélation si l'isotonicité n'est pas absolue, que les cellules en massues, et les vésicules que ces massues figurent en coupes obliques doivent être suspectées. Les injections intra-tissulaires d'eau font augmenter ce formes cellulaires. Si l'excrétion vésiculeuse semble donc exister, elle apparaît comme un phénomène exceptionnel ne représentant pas le mode d'excrétion le plus courant.

Le tissu périrénal (Pl. III, fig. 20), est constitué du côté dorsal du rein, par de véritables lacs sanguins qu'un endo-

thélium sépare simplement de l'épithélium glandulaire; du côté ventral, par du tissu conjonctif richement vascularisé. Ce tissu est formé de cellules fixes étoilées ou fusiformes réunies par des tractus conjonctifs qui limitent de grandes aréoles où se trouvent des éléments sanguins. De nombreux capillaires à paroi endothéliale sont appliqués contre la basale du sac rénal. En plus des éléments précédents on observe de grandes cellules arrondies, étoilées, ou en croissant en coupe transversale, qui affectent avec la trame conjonctive les mêmes rapports que les cellules fixes. Ces grandes cellules contiennent une infinité de granulations fortement teintées par l'hématoxyline au fer, et forment parfois de vastes plages à limites intercellulaires peu nettes où s'observent quelques amitoses. Ce sont là des cellules conjonctives glandulaires. Dans les espaces et les capillaires et dans les aréoles du tissu conjonctif on rencontre des éléments sanguins de diverses sortes. De gros mononucléaires à granulations éosinophiles attirent plus particulièrement l'attention. Je renvoie à un travail récent de BETANCÈS pour l'interprétation de ces éléments figurés du sang.

Congerina cochleata Kickx genre voisin de *Mytilus* et forme de Lamellibranches récemment importée de Norvège dans le canal de l'Orne rappelle par son rein, celui de la Moule.

Tout autre sera le rein de deux Pectinidæ, *Pecten maximus* L., et *Chlamys varia*. L.

Chez ces animaux les parois du sac rénal ont une surface augmentée par suite de plissements multiples qui donnent aux reins leur aspect spongieux. Il en est ainsi dans les formes supérieures des Lamellibranches. Les sacs baignent dans des espaces sanguins, dont les dernières ramifications

s'étendent jusqu'aux terminaisons ultimes des plissements rénaux. Nous avons à étudier l'épithélium glandulaire des parois du sac et le tissu périrénal richement vascularisé!

L'épithélium glandulaire est un épithélium simple prismatique. Les cellules qui le constituent n'ont pas le même aspect au fond et au sommet des plissements. Au fond les cellules sont surtout glandulaires et au sommet surtout vibratiles. Le noyau à gros nucléole plasmatique, est semblable dans les deux cas. L'élaboration cytoplasmique est abondante dans les cellules fundiques. Les cellules (Pl. III, fig. 21), se présentent sous l'aspect d'éléments dont le pôle basal nucléé est occupé par du cytoplasme contenant des grains de sécrétion et le pôle apical par une vacuole où flotte une masse de produits urinaires concrétés. Les techniques mitochondriales permettent de voir dans le cytoplasme basal de nombreuses mitochondries et des chondriocotes extrêmement courts presque globuleux. Elles permettent aussi d'apprécier une coque mitochondriale autour de quelques grains de sécrétion. Les grains de sécrétion sont de deux sortes, les uns jaunâtres assez gros, les autres moins nombreux et plus ternes à l'examen direct. La masse intravacuolaire de produits urinaires concrétés, se présente sous divers aspects. Tantôt ce sont des granules agglutinés, tantôt des masses mal définies, tantôt des sortes de concrétions peu radiées de toutes dimensions. Ces concrétions brunes en lumière directe, jaune-clair en lumière transmise, ne paraissent pas s'éclairer en lumière polarisée. Elles semblent donc plus près de l'état amorphe que cristallin. Elles se colorent très légèrement par l'hémalum après fixation à l'alcool chloroformé, et prennent le vert lumière dans la triple coloration de Prenant après fixation au liquide de Bouin. Elles réduisent l'argent dans la technique

d'Achúcarro. Il est probable que ces masses informes et parfois radiées proviennent de la substance dissoute des grains cytoplasmiques basaux. Nous trouverons des processus cytologiques analogues et plus nets chez les Pulmonés. C'est là que nous les étudierons. Les cellules reposent sur une basale nette à la constitution de laquelle prennent part à la fois les éléments épithéliaux eux-mêmes et le tissu conjonctif dont la portion la plus interne forme un endothélium aux espaces sanguins. La partie superficielle de la cellule est constituée par une cuticule très mince, qui souvent recouvre directement la vacuole. Cette cuticule paraît striée et un piqueté noir de corpuscules basaux s'observe dans de bonnes conditions de coloration. Pour la mise en évidence de ces détails de structure la triple coloration de Prenant est préférable aux autres techniques.

Cuticule et basale colorées en vert tranchent nettement du reste des tissus.

Les cellules qui recouvrent le sommet des plissements du sac (Pl. II, fig. 8), présentent encore les caractères précédents, mais la vacuole terminale est moins développée et la masse des produits accumulés moins considérable. De plus les cellules possèdent une bordure en brosse et des cils vibratiles implantés sur des corpuscules basaux plus gros que ceux de la brosse et se prolongeant par de puissantes racines ciliaires. Les cellules de revêtement sont en somme glandulaires et vibratiles.

Peut-être doit-on considérer la ciliation des sommets des plissements comme due à une cause mécanique, ces parties de l'épithélium étant balayées sans cesse par les produits de sécrétion.

Le tissu périrénal (Pl. III, fig. 21) est richement vascularisé. Dans l'axe des plissements épithéliaux, s'obser-

vent des capillaires presque au contact direct de la basale. Les espaces sanguins paraissent posséder une paroi propre attestée par des noyaux qui bordent de loin en loin la lumière du vaisseau. Par place il existe de véritables plages conjunctivo-vasculaires, où se rencontrent des éléments de diverses sortes : les plus nombreux sont de petits mononucléaires et de grosses cellules rondes, à noyaux souvent pycnotiques, bourrées de substances de même aspect que celles des masses intravacuolaires des cellules rénales. Une grande partie de ces éléments est vraisemblablement mobile. Nous aurons ultérieurement l'occasion d'étudier leur provenance et leur signification. Ces éléments se rencontrent aussi entre les néphrocytes et même dans la lumière des tubes; leur issue par diapadèse à travers l'épithélium paraît certaine. A d'autres endroits ces plages n'ont pas de limites cellulaires précises. Elles forment de vastes territoires où s'accumulent les produits de sécrétion. Nous retrouvons des phénomènes semblables non seulement chez d'autres Lamellibranches, mais encore dans des groupes fort éloignés comme celui des Hélicidés, chez lesquels nous tâcherons d'en interpréter la valeur.

Les reins des Eulamellibranches ont des caractères qui ne les éloignent pas beaucoup de ceux des Pseudolamellibranches, *Pecten* et *Chlamys* que nous venons de décrire. Leur conduit excréteur est en général bien développé. Le rein de *Tapes decussata* L. var *fusca* Gmel et de *Tapes pullastra* Montagu retiendra tout d'abord notre attention. Il est comme dans le type précédent extrêmement plissé et bien vascularisé. Nous aurons également à étudier l'épithélium sécréteur et le tissu périrénal.

Les cellules épithéliales apparaissent sous deux aspects (Pl. II, fig. 9). Les plus nombreuses sont prismatiques et

renferment une grande vacuole à leur pôle apical. Leur pôle basal contient le noyau à gros nucléole plasmatique. On observe à ce pôle de nombreuses tonofibrilles partant de la vitrée, parallèles à l'axe de la cellule des éléments chondriosomiques qui ont la même orientation, de petites vacuoles, des mitochondries et souvent des grains jaunâtres en lumière transmise. Ces grains paraissent pouvoir être élaborés par la cellule elle-même, mais là n'est pas leur seule origine. La grande vacuole terminale peut contenir de semblables grains parfois très gros et un magma de substance amorphe. Elle paraît le plus souvent vide après fixation à l'alcool chloroforme, aux liquides de Bouin, de Zenker, de Regaud ou de Flemming. L'épithélium est séparé des vaisseaux par une basale. Une bordure en brosse semble exister. A côté de ces cellules s'observent d'autres éléments en forme de pyramide à base supérieure, peu nombreux, à noyau allongé, à cytoplasme dense, intercalés de loin en loin entre les cellules à vacuoles. Ces cellules forment-elles une variété distincte ou ne sont-elles que des formes jeunes des précédentes? Nous penchons plutôt en faveur de la seconde hypothèse.

L'étude du tissu périrénal offre de l'intérêt. Les vaisseaux pénètrent les plus fins plissements du parenchyme rénal. Ils ont une paroi propre attestée par quelques cellules aplaties qui limitent leur lumière. Ces vaisseaux contiennent de nombreux globules parmi lesquels certains à noyau rond et pycnotique renferment des granules analogues à ceux que nous avons mentionné dans les cellules rénales. Ces globules forment à certains endroits de véritables plages semblables à celles de *Pecten*. Des cellules conjonctives fixes paraissent également en être remplies. On retrouve des éléments cellulaires analogues entre les

néphrocytes; parfois ils sont incorporés à eux; d'autre fois, ils passent directement dans la lumière du rein où on les retrouve en grand nombre. Il y a là un processus d'excrétion leucocytaire très actif. Evidemment la preuve de cette excrétion n'est pas absolue. Les éléments rencontrés soit dans la lumière du rein, soit dans le sang, pourraient naître aux dépens de l'épithélium rénal. Rien ne permet de mettre une flèche sur le sens du déplacement de ces cellules chargées d'enclaves. Nous verrons à propos de l'étude des glandes péricardiques que cette objection n'a pas grande valeur. Le rein de *Callista chione* L. rappelle celui de *Tapes*.

Cardium edule L. et *Cardium norvegicum* Spengl. au point de vue général qui nous intéresse ne nous apprennent pas grand chose de nouveau. Comme les types précédents ils possèdent un rein extrêmement plissé, offrant à considérer : l'épithélium glandulaire et le tissu périrénal.

L'épithélium simple est formé de cellules prismatiques dont la moitié supérieure est occupée par une grande vacuole où se trouve un magma amorphe ou de nombreuses boules jaunâtres; la moitié inférieure contient le noyau avec un nucléole plasmatique bien développé et un cytoplasme renfermant de nombreux corps figurés. Ces corps figurés sont des éléments chondriosomiques colorés par les méthodes spécifiques de ces formations et des grains de sécrétion. Les premiers sont disposés sans ordre, les seconds sont peu nombreux. Ils sont jaunâtres ou ternes à l'examen direct de coupes à la congélation ou d'écrasements. Sur coupes, après diverses fixations, les uns sont sidérophiles, les autres conservent leur couleur et seule la coque qui les entoure prend l'hématoxyline. Dans certaines cellules à protoplasme dense, les grains sont en assez grand nombre.

Dans les cellules à vacuole apicale, ils sont rares et occupent le plus souvent la mince couche basale du cytoplasme. Quel est le rapport de ces grains avec les produits rencontrés dans les vacuoles distales? C'est un problème qui se pose chez un grand nombre de Mollusques. Nous l'avons déjà discuté à propos du cœur branchial des Céphalopodes et nous l'envisagerons à nouveau à propos du rein de la Mye et plus tard de celui de l'Escargot. D'autres cellules enfin peuvent être observées. Ce sont des cellules en coin ou en calottes à noyau allongé, souvent perpendiculaire à la basale. Leur cytoplasme est dense et basophile et ne renferme pas de grains. Toutes ces formes cellulaires constituent-elles des catégories distinctes, ou ne sont-elles que des états différents par lesquels passent successivement une même cellule? Cette opinion paraît devoir être adoptée parce que les cellules en coin, souvent jumelles, paraissent être des formes jeunes résultant d'une division amitotique et parce que tout une série de formes intermédiaires les relie aux cellules à vacuole. L'épithélium repose sur une basale bien développée, une fine cuticule striée les recouvre. L'excrétion se fait par rupture de la cuticule comme dans les cas de cellules à rétention aqueuse. *Cardium* paraît être un excellent objet pour l'étude des cils qui recouvrent les cellules du sommet des plissements (Pl. III, fig. 22). Ils sont fort longs, dépassant même la hauteur des cellules. Ils ne sont pas strictement limités au sommet des plissements, mais descendent assez bas le long de leur face latérale. Ces cils sont implantés sur de gros corpuscules basaux. Ils sont surtout nets sur les cellules à protoplasme dense et se prolongent par des racines ciliaires. Cette ciliation rappelle celle que nous avons déjà observée chez d'autres Lammellibranches.

Le tissu périrénal est surtout vasculaire. Le rein baigne littéralement de toutes parts dans le sang. Une mince paroi nucléée le sépare seulement de la basale de l'épithélium. Comme dans les types précédents on rencontre dans le sang des leucocytes chargés de granulations jaunes. Ces mêmes éléments peuvent être inclus dans l'épithélium et dans les lumières rénales, mais ils sont peu nombreux et l'excrétion qu'ils représentent est insignifiante par rapport à ce qu'elle était chez *Pecten*.

Par les concrétions qu'ils renferment, par la facilité de l'expérimentation, les reins de la Mye, *Mya arenaria* L. sont de beaucoup plus intéressants à étudier. Les rapports anatomiques de ces organes ont été précisés par VLÈS (1909) dans la monographie qu'il consacre à cet animal. Les reins forment deux sacs communiquant largement entre eux. Leurs rapports avec le péricarde et avec l'extérieur sont les rapports habituels des reins des Mollusques.

Les villosités des sacs sont recouvertes d'un épithélium simple prismatique et glandulaire. Une basale épaisse limite la partie inférieure de l'épithélium, une très fine bordure en brosse la partie supérieure.

Les cellules sont creusées d'une grosse vacuole apicale où flotte une volumineuse concrétion (Pl. IV, fig. 23). Une couche cytoplasmique avec le noyau occupe la partie inférieure de ces éléments. Le noyau, comme dans toutes les cellules rénales, présente des attributs glandulaires dont le plus important est le grand développement du nucléole plasmatique. Le noyau est petit par rapport aux dimensions de la cellule, mais si l'on fait abstraction de la grande vacuole, le rapport nucléo-plasmique n'est pas troublé. Le cytoplasme renferme les corps figurés que nous sommes habitués à rencontrer, ce sont : 1° les mitochondries et quel-

ques chondriocontes courts révélés par les techniques spécifiques de ces formations; 2° des grains de sécrétion dont un très grand nombre est jaune et un petit nombre est terne à l'examen direct; les grains jaunes prennent l'hématoxyline mais, lorsque la regression est poussée, seule subsiste dans les grains une coque sidérophile. Il en est ainsi par la technique de Regaud. Les autres granulations ont une affinité assez grande pour le vert lumière dans la coloration de Prenant et en général pour les colorants plasmatiques. Les grains jaunes donnent légèrement les réactions des bases puriques et non les autres. La grande vacuole apicale renferme plus ou moins de liquide et une grosse concrétion. Les concrétions peuvent avoir des dimensions variables. Lorsqu'elles sont d'une certaine taille il n'en existe qu'une dans la grande vacuole cellulaire. Elles apparaissent comme formées d'une série de couches déposées autour d'un centre à un ou plusieurs noyaux. Elles sont souvent radiairement filamenteuses. Elles sont brunes en lumière directe, jaune en lumière transmise, et donnent la croix en lumière polarisée. Elles se colorent en noir intense (fig. 12) dans la réaction des bases puriques de Courmont et André ou par la méthode argentique d'Achúcaro. La substance cristalline des concrétions se dissout facilement dans de nombreux réactifs. Au lieu de concrétions on rencontre dans quelques vacuoles des amas de substance amorphe facilement colorables, particulièrement par les couleurs acides d'aniline. Les concrétions apparaissent souvent au sein de plages de cette substance. Les vacuoles sont plus ou moins développées. Elles ne tardent pas accroître leurs dimensions à la suite d'injections d'eau qu'il est facile de pousser dans la suture du manteau.

A côté des éléments à vacuoles, on rencontre de loin

en loin quelques cellules pyramidales à base supérieure, enfoncées en coin entre eux ou d'aspect filiforme. Ces cellules ont un protoplasme homogène basophile et peuvent être considérées soit comme des formes jeunes de l'élément à vacuole, soit comme des éléments distincts. Enfin les sommets des plissements et le canal présentent comme dans les types précédents des cils vibratiles. Le tissu périrénal

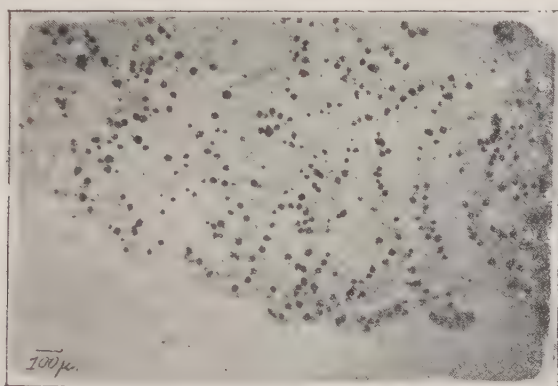


FIG. 12. — Corps de Bojanus de *Mya arenaria* L.
Réaction de Courmont et André.

Les grosses concrétions puriques, dont chacune est enfermée dans la vacuole apicale d'une cellule rénale, apparaissent sous forme de boules vivement colorées en noir.

est richement vascularisé. On y rencontre des fibres conjonctives, quelques fibres musculaires et surtout des espaces sanguins à paroi propre. Dans les fins plissements la paroi des espaces sanguins est accolée à la basale de l'épithélium. Le sang renferme les cellules que nous sommes habitués d'y trouver, entre autres des éléments mobiles chargés de granulations jaunes. Comme chez *Pecten* on peut en observer de vraies plages en certains endroits. On les rencontre également entre les cellules épi-

théliales, parfois incorporées à elles, et dans la lumière du rein. Les granulations contenues dans les cellules se colorent par les réactions argentiques des bases puriques, mais moins fortement que les concrétions.

Toute une série de problèmes histophysiologiques se posent à propos du rein que je viens de décrire et des reins des Lamellibranches qui lui ressemblent.

1° Quel est le mécanisme de l'élaboration et de l'excrétion des concrétions? 2° Quel est le déterminisme et la valeur de l'excrétion leucocytaire?

Pour répondre à la première question, j'utiliserai deux sortes de données : des données de simple observation et des données expérimentales. Les données de simple observation me permettent de supposer que l'élaboration des granules jaunes est une élaboration chondriosomique et celle des boules une élaboration granulaire. Il semble, en effet, possible de distinguer toute une série d'intermédiaires entre les mitochondries et les graines jaunes : mitochondries, petits granules jaunes à coque mitochondriale, grains jaunes. D'autre part, le fait que les grains jaunes du cytoplasme ne se rencontrent jamais dans les produits d'excrétion ni dans les vacuoles nous fait penser que les granulations, une fois élaborées, doivent être redissoutes et saturer le liquide vacuolaire. Comme les grains apparaissent toujours avant les boules dans les cellules jeunes, comme les réactions micro-chimiques semblent indiquer que boules et grains sont de même nature, celles-ci étant simplement plus pures que celles-là, il est logique de supposer, comme nous l'avions fait pour les boules des néphrocytes des cœurs branchiaux des Octopodes, que les boules naissent aux dépens de la substance des grains. Les boules se formeraient par dépôt de couches successives se concen-

trant autour d'un ou plusieurs granules. Dans cette hypothèse, il faut supposer que le liquide vacuolaire est une solution sursaturée de la substance granulaire. Quant aux grains ou plages ternes au sein desquels s'observent souvent des concrétions, peut-être pourrait-on admettre qu'ils représentent la partie albuminoïde des grains, dont la substance urinaire a été dissoute pour donner les boules. Cette matière albuminoïde semble former un substratum organique même aux grosses boules. Elle apparaît surtout lorsque la substance urinaire des boules a été dissoute. Cette conception sera précisée lorsque nous étudierons l'élaboration des concrétions des Pulmonés.

Nous devons toutefois faire une réserve. Le métabolisme des êtres variant d'un groupe à l'autre, il importe de ne pas attribuer plus de valeur qu'il ne convient à l'identité des aspects morphologiques observés. S'il est permis d'affirmer l'identité des processus mécaniques de la sécrétion ou de l'excrétion, aucune induction sur l'identité chimique des processus de l'élaboration n'est autorisée.

Deux modes d'excrétion existent : l'excrétion par dialyse très ralentie et l'excrétion solide par accumulation de liquide à l'intérieur de la vacuole qui peut rompre la membrane cellulaire et libérer la boule.

J'ai recueilli mes données expérimentales par la méthode des injections physiologiques. L'indigo carmin utilisé par KOWALEVSKY, GROBBEN, CUÉNOT, EMELJANENKO, s'élimine bien par le rein, mais il ne se localise pas au cours de sa traversée de la cellule rénale sur des constituants cellulaires. En cela, il n'est pas un bon colorant pour l'étude histophysiologique de la sécrétion. Le bleu de méthylène utilisé suivant ma technique se fixe sur l'appareil mitochondrial de la cellule. Parmi les autres colorants utilisés, le vert janus

teint les grains cellulaires non en vert, il est vrai, mais en rouge comme dans toutes les cellules rénales des autres animaux. La couleur, en effet, est réduite dans l'organisme en deux leucodérivés, dont l'un seulement redevient rouge par oxydation. Si on sacrifie des animaux à des intervalles variables, on constate que les grains sont colorés les premiers, puis les vacuoles seules sont teintées et il est probable que nous aurions pu observer un moment où les boules seules auraient fixé la couleur. Les injections d'eau accroissent les vacuoles et provoquent leur rupture et l'excrétion solide des boules.

Je ne pourrai envisager la seconde question, portant sur le déterminisme et la valeur de l'excrétion leucocytaire, que lorsque j'aurai étudié et rappelé quelques notions essentielles sur les glandes péricardiques.

Le rein de *Gastrochaena dubia* Pen. possède la structure de celui de la *Mye*.

Je serai bref sur les glandes péricardiques parce qu'elles ont donné lieu à de nombreux travaux qui les ont bien fait connaître. J'ai tenu cependant à les étudier parce qu'elles représentent dans certains cas un mode d'excrétion combiné que nous n'avons pas encore rencontré : l'excrétion interne avec reprise des produits excrétés par des leucocytes éliminateurs. Chez la Moule, il existe seulement des glandes péricardiques vestibulaires à l'exclusion de glandes palléales ou de cellules conjonctives qui leur sont ailleurs physiologiquement homologues. Les glandes sont formées d'un épithélium simple qui revêt la surface externe plissée des oreillettes. Les cellules épithéliales sont prismatiques, comme celles que nous décrirons dans les glandes péricardiques de *Tapes* et de *Mya*. (Pl. IV, fig. 24 et 25.) Dans de bonnes conditions de fixation, on n'observe pas les fréquentes dis-

jonctions cellulaires que de nombreux auteurs ont figurés dans diverses glandes péricardiques. Les cellules sont polarisées pour une sécrétion externe. Leur pôle inférieur est en contact par une basale avec un tissu conjonctif richement vascularisé, leur pôle supérieur limite une portion du coelome péricardique qui, par les néphridies, communique avec l'extérieur. Les cellules, véritables éléments à sécrétion externe, en possèdent les attributs cytologiques : polarisation glandulaire du chondriome indiquée par des mitochondries basales et des grains de sécrétion apicaux. Ces grains de toutes dimensions, dont le diamètre peut atteindre la moitié même de celui du noyau, ont une couleur jaune à l'examen direct. Depuis les recherches de LETELLIER (1891), on sait que ces glandes éliminent de l'acide hippurique et il est possible que les grains renferment des sels de cet acide, dont il n'existe malheureusement pas de réaction microchimique, des grains formés finissent par envahir les cellules ; car, si les cellules sont polarisées, elles fonctionnent aussi comme rein d'accumulation ; elles n'exerètent pas continuellement : elles sont d'ailleurs dépourvues de brosse. Lorsque les cellules ont trop accumulé, leurs produits de sécrétion tombent naturellement dans le péricarde. On peut rencontrer dans cette cavité des cellules desquamées à noyau pycnotique. Notons que, corrélativement aux glandes péricardiques largement ouvertes, l'excrétion leucocytaire ne se rencontre pas chez la Moule.

Chez *Pecten*, il existe des glandes péricardiques sur les parois de l'oreillette ; mais, ainsi que CUÉNOT l'a montré par des injections de carmin d'ammoniaque, cet animal possède des cellules de même nature que les cellules péricardiques dans le tissu conjonctif du manteau, autour de l'intestin, à la base des branchies, etc., et je puis ajouter dans le rein lui-

même. Chez les autres types que nous avons examinés : *Tapes* et *Mya*, les glandes péricardiques ne sont pas non plus localisées à la seule face externe des oreillettes, elles forment des diverticules, les glandes péricardiques palléales, diverticules souvent privés de conduit excréteur. Dans ces derniers types, un bon nombre de cellules ne déversent plus leurs produits de sécrétion dans les cavités s'ouvrant à l'extérieur. Elles les déversent dans une cavité close. C'est alors qu'intervient le curieux mode de l'excrétion leucocytaire, déjà décrit par CUÉNOT. Les boules sécrétées par les cellules sont reprises par des phagocytes qui ont passé par diapédèse à travers l'épithélium. Ces phagocytes font ensuite le trajet en sens inverse, retournant dans la circulation et parfois quittent l'organisme en traversant divers épithéliums, principalement ceux des palpes, du manteau et des branchies. Mes recherches me permettent d'y ajouter, comme je l'ai dit, l'épithélium rénal où parfois même les leucocytes sont phagocytés par les cellules rénales et rejetés avec les produits de sécrétion de ces dernières. CUÉNOT montra la réalité de cette excrétion phagocytaire par la méthode des injections physiologiques de carmin ammoniacal. Ce colorant se fixe entièrement sur les cellules des glandes péricardiques. Deux jours après l'injection, il n'y a pas de grains rouges dans les amibocytes du sang. Trois, dix, douze, vingt-trois semaines après, il les rencontre infailliblement dans le sang. Ils ne commencent à apparaître qu'au moment où les grains ont été excrétés par les glandes péricardiques. A cette preuve, nous pouvons en ajouter une autre d'ordre comparatif. L'excrétion leucocytaire n'existe que chez les Lamellibranches où il y a des glandes péricardiques ou des cellules excrétrices closes. Dans ceux où les glandes péricardiques expulsent directement au dehors les produits d'excré-

tion, comme la Moule, l'excrétion leucocytaire manque. Chez les Céphalopodes, les cœurs branchiaux sont homologues physiologiquement aux glandes péricardiques, et chez les Octopodes les produits secrétés s'accumulent dans ces organes. Bien que le cas ne soit pas exactement superposable, puisqu'il n'y a pas ici rejet dans une cavité close des boules formées, on pourrait s'attendre à rencontrer le même mécanisme d'excrétion. Il n'existe pourtant pas. Un tel fait ne doit pas surprendre, les cellules phagocytaires n'étant pas mobiles chez ces animaux, mais fixées et formant de véritables organes phagocytaires comme les branchies. L'excrétion leucocytaire est insuffisante à sa tâche chez les Lamellibranches ainsi qu'en témoigne l'accumulation de leucocytes, bourrés de boules d'excrétion, à la base des branchies, des palpes, du manteau et, comme je l'ai mentionné, du rein chez beaucoup d'animaux âgés (*Mya*, *Pecten*).

L'excrétion leucocytaire apparaît comme un phénomène surajouté à l'élimination de leucocytes; car dans les formes où il n'y a pas de produits d'excrétion repris par les leucocytes, l'issue des leucocytes est la même. J'établirai dans la partie comparative de mon travail que cette diapédèse est réglée par des conditions physico-chimiques et que toute finalité doit être exclue de l'explication de l'excrétion leucocytaire.

Conclusions. — La cellule rénale des Lamellibranches subit des modifications progressives depuis les formes inférieures jusqu'aux formes supérieures. Dans les formes inférieures, la sécrétion par dialyse a surtout lieu (Moule). Il n'y a pas de rétention aqueuse dans les cellules. Les grains de sécrétion sont petits. Ils augmentent avec l'âge de l'animal. Dans les formes supérieures, dont le mode d'excrétion le

plus typique est réalisé chez la *Mye*, la dialyse est très ralentie ; la rétention aqueuse a lieu et une boule d'excrétion apparaît dans chaque cellule aux dépens de la substance redissoute des grains cytoplasmiques ; l'excrétion se fait par effraction. La cellule à excrétion solide apparaît comme une modification de la cellule à excrétion liquide due à la rétention aqueuse. Le premier type est le plus primitif, le second le plus récent. La même évolution se retrouvera chez les Gastéropodes. Je montre dans les cellules rénales la présence d'un chondriome qui se colore au cours des éliminations provoquées de bleu de méthylène et la coexistence fréquente sur les cellules d'une bordure en brosse et de cils vibratiles. Les inclusions cellulaires sont variables, suivant les groupes. Les cellules du fond des plissements sont plus spécialement glandulaires, celles du sommet plus particulièrement vibratiles. Les glandes péricardiques et les cellules qui leur sont physiologiquement homologues sont tantôt localisées sur les parois de l'oreillette (*Mytilus*) et les produits de sécrétion directement expulsés au dehors, ou bien elles existent au sein du tissu conjonctif (*Pecten*) et dans les glandes péricardiques palléales (*Mya*, *Tapes*), le plus souvent dépourvues de conduits excréteurs. Dans le premier cas, il n'y a pas de phagocytose leucocytaire des produits excrétés ; dans le second, elle est constante. C'est une preuve de plus que j'ajoute à l'origine péricardique des granules d'excrétion observés dans le sang de nombreux Lamellibranches. Je montre que ces phagocytes peuvent être éliminés non seulement à travers les épithéliums des palpes, des branchies, du manteau, comme on le savait, mais encore à travers celui du rein. Parfois le leucocyte est phagocyté par la cellule rénale et les produits d'excrétion du leucocyte rejetés en même temps que ceux du néphrocyte. L'excré-

tion leucocytaire est insuffisante et on constate chez les animaux âgés une accumulation en différents points de l'organisme, les branchies notamment, de leucocytes chargés de déchets. L'élimination leucocytaire est un phénomène général propre à tous les Lamellibranches. Elle devient excrétrice dans les seuls groupes où des déchets urinaires existent à l'intérieur de l'organisme et ont été phagocytés.

CHAPITRE V

SCAPHOPODES

L'appareil urinaire des Dentales est formé de deux reins symétriques, situés en avant de la glande génitale sur la face ventrale et latérale de la région moyenne du corps. Malgré les études de LACAZE-DUTHIERS (1856), de FOL (1889), de PLATE (1892), de PELSENEER (1898), de BOISSEVAIN (1903), de DISTASO (1906), de nombreux points d'anatomie et d'histologie restent encore à élucider. Les deux sacs rénaux seraient indépendants (LACAZE-DUTHIERS, PELSENEER) ou communiqueraient entre eux d'une façon permanente (FOL, PLATE) ou temporaire (BOISSEVAIN). Ils s'ouvrent au dehors de part et d'autre de l'anus (LACAZE). On leur niait un orifice péricardique jusqu'à DISTASO qui vit une communication entre le péricarde et le rein gauche, observation qui fut contestée. Les reins forment des sacs à parois plissées revêtues d'un épithélium glandulaire simple, les cellules ne contiennent pas de concrétion, mais des boules jaunâtres et des boules incolores qui seraient excrétées avec tout le pôle apical des cellules (FOL). Les cellules seraient dépourvues de cils vibratiles. Le rein élimine l'indigo carmin (KOWALEVSKY) (1889). Il existe d'autres cellules excrétrices, ce sont des cellules conjonctives à granulations d'aspect huileux qui éliminent le carmin d'ammoniaque (CUÉNOT).

Le petit nombre de Dentales (*Dentalium vulgare* da Costa) que j'ai eu à ma disposition ne m'a pas permis de reprendre la cytologie de l'appareil excréteur de cet animal. Ne cherchant d'ailleurs pas à étudier le rein de tous les Mollusques, mais à examiner seulement dans ce groupe les différents modes d'excrétion urinaire, le Dentale n'était pas un objet de choix. L'existence de boules dans les cellules rénales du Dentale et l'absence de cils me paraissent probables. Une mince cuticule striée semble recouvrir les cellules. Le rein du Dentale, autant que mes observations me permettent de le supposer, se rapproche du rein des Chitons, des Lamellibranches inférieurs et des Diotocardes. Il est formé de cellules à élimination continue et à accumulation. Si on voulait trouver dans l'étude histologique de la cellule rénale des Mollusques des arguments phylogéniques, les Scaphopodes ne devraient pas être considérés comme intermédiaires entre les Lamellibranches et les Gastéropodes, mais comme les frères des formes inférieures de ces deux groupes.

CHAPITRE VI

GASTÉROPODES

SOMMAIRE. — § 1. Généralités. — § 2. Pulmonés. — § 3. Prosobranches.
— § 4. Opisthobranches.

§ 1. — Généralités.

L'excrétion chez les Gastéropodes est dévolue aux reins ou corps de Bojanus, à des cellules conjonctives et dans certains groupes à des éléments particuliers du foie. Les glandes péricardiques existant chez quelques types de Gastéropodes ne paraissent pas participer à l'excrétion.

Les extraordinaires variations des néphridies chez les Prosobranches et les Opisthobranches empêchent de donner une description anatomique d'ensemble de l'appareil rénal des Gastéropodes.

Les reins des Diotocardes sont au nombre de deux, sauf chez les Nérítacés, et s'ouvrent de part et d'autre de l'anus. Le rein topographiquement gauche est généralement moins développé que le droit qui, seul, conserve presque toujours sa fonction excrétrice. Chez les Nérítacés, les Monotocardes, les Opisthobranches et les Pulmonés, le rein topographiquement droit n'existe plus. La Paludine possède, il est vrai, deux reins au cours de son développement; mais à l'état adulte, le rein droit a disparu.

Le rein est un organe dorsal, situé au voisinage du péricarde, avec lequel il communique habituellement par un orifice cilié. Chez les Diotocardes à deux reins, le rein rudimentaire perd son orifice péricardique. Le pore excréteur est, en général, au voisinage de l'anús. Il est porté sur une papille chez les Diotocardes à deux reins. Il forme une simple fente chez beaucoup d'Opisthobranches et de Monotocardes. Chez quelques Monotocardes (*Paludina*, *Valvata*) et la majorité des Pulmonés, il existe une uretère qui débouche sur le bord du manteau. Le rein est, dans la plupart des cas, globuleux; mais il peut être ramifié, comme dans un grand nombre de Nudibranches. Chez divers Monotocardes, une glande néphridienne est annexée au rein. Elle est formée de canaux ciliés entourés de tissu conjonctif aréolaire. Chez les Prosobranches et les Opisthobranches, existent des glandes péricardiques, soit sur les parois des oreillettes, soit sur la paroi interne du péricarde, soit sur l'origine intrapéricardique de l'aorte.

On trouvera des données complémentaires dans la revue de STROHL et respectivement pour les Prosobranches, les Opisthobranches et les Pulmonés dans les thèses de R. PERRIER (1889), de HECHT (1896) et de KRAHELSKA (1910).

Les cellules excrétrices du tissu conjonctif existent chez tous les Prosobranches. Elles ont été signalées par HECHT et par CUÉNOT (1899) chez un grand nombre d'Opisthobranches. Chez les Pulmonés, la fonction excrétrice conjonctive est remplie par des cellules de Leydig. Chez *Cyclostoma*, des cellules excrétrices forment un véritable amas glandulaire connu sous le nom de glande à concrétions.

Le foie des Pulmonés, celui des Opisthobranches et d'un grand nombre de Prosobranches possède également des cellules excrétrices.

Bien que l'appareil urinaire des Prosobranches présente les plus grandes variations tant anatomiques que cytologiques d'un groupe à l'autre et qu'il soit par lui-même le plus intéressant à étudier, j'ai surtout fait porter mes recherches sur le rein des Pulmonés; car du point de vue général qui m'occupe, ce sont les types extrêmes qu'il me faut connaître. J'étudierai donc d'abord l'excrétion chez les Pulmonés et ferai ensuite une rapide revue de l'appareil excréteur des Opisthobranches et des Prosobranches.

§ 2. — Pulmonés.

SOMMAIRE. — Données antérieures. — Observations personnelles : Rein et uretère. — Conclusions.

Données antérieures. — L'appareil urinaire des Pulmonés est le mieux connu de tous ceux que j'ai examinés jusqu'à présent. Depuis longtemps déjà, la volumineuse concrétion cristalline qui occupe la vacuole terminale des cellules avait attiré l'attention des auteurs et les avait incités à s'occuper de l'excrétion dans ce groupe.

Plus que partout ailleurs, ces recherches peuvent se classer en plusieurs groupes; celles qui ont surtout en vue l'anatomie, celles qui ont une tendance chimique, celles qui ont une orientation physiologique, celles qui portent sur la cytologie. Ces recherches font partie soit de travaux d'ensemble sur l'excrétion, soit de travaux spéciaux sur l'appareil urinaire des Pulmonés, soit de monographies.

Les travaux spéciaux ou généraux de NALEPA (1883), IHERING (1884), AMAUDRUT (1886), BRAUN (1888), GROBBEN (1890), BUCHNER (1891), GIROD (1892), MEISENHEIMER (1898),

DESCHAMPS (1898), PLATE (1898), GLAMANN (1902), STIASNY (1903), PÖTSCH (1904), ROLLE (1907), HAECKEL (1911), SCHUMANN (1911) firent connaître l'anatomie de l'organe de Bojanus des Pulmonés. Le schéma ci-joint de PLATE (fig. 13) montrera mieux qu'une longue description la constitution typique de cet appareil. Le tube urinaire se compose d'un pavillon réno-péricardique, d'un sac, le rein ou corps de Bojanus, situé à la partie postérieure de la cavité palléale, et d'un uretère qui se termine près de l'orifice anal au voisinage du pneumostome. L'uretère comprend deux parties, une portion initiale longeant le rein, une portion terminale longeant le rectum.

Les études de JACOBSON (1820), MYLIUS (1840), MECKEL (1846), DAVY (1857), SICARD (1875), KRÜKENBERG (1881), EWALD-KRÜKENBERG (1882), GORONOWITCH (1883), NALEPA (1883), MARCHAL (1889), BIAL (1890), CUÉNOT (1892-94), GIROD (1894), SCHOPPE (1897), LAMBERTHENGI (1907) portent sur la nature chimique des produits

excrétés ou sur les transformations qu'ils peuvent subir. Les concrétions cristallines ou autres furent considérées suivant les auteurs comme formées d'acide urique ou d'urates, de guanine ou de xanthine. L'opinion classique est qu'elles renferment de l'acide urique (SICARD, KRÜKENBERG, NALEPA, LAMBERTHENGI). LAMBERTHENGI explique le fait qu'elles ne donnent pas toujours la réaction de la murexide par la présence de bases xanthiques qui troubleraient cette

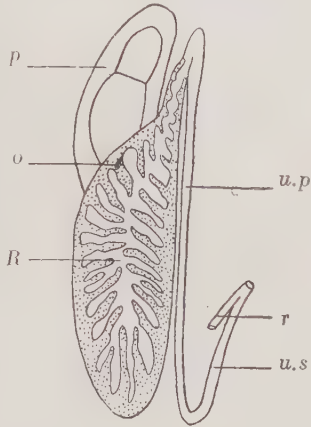


FIG. 13. — Schéma de l'appareil urinaire de *Daudebardia rufa*, Draparnaud, vu d'en haut, d'après PLATE, 1891.

p — péricarde; o — orifice réno-péricardique; R — rein; u.p. — uretère primaire; u.s. — uretère secondaire; r — rectum.

réaction. Ces bases se formeraient par l'action de l'acide nitrique sur le noyau de la cellule. La substance des concrétions dissoute par du carbonate de potasse peut être isolée et il est alors possible d'obtenir de l'acide urique pur. Lorsque la matière cristalline de la concrétion a été ainsi dissoute, il reste une substance non cristalline (BIAL, SCHOPPE, CUÉNOT, LAMBERTHENGI), qui servirait de substratum à l'acide urique.

La physiologie de l'excrétion a été envisagée surtout par BIAL (1890), PLATE (1891, CUÉNOT (1892-94), GIROD (1894), DESCHAMPS (1902), ROLLE (1907), SIMROTH (1909), EMELJANENKO (1909), FREITAG (1916), qui étudièrent le fonctionnement, soit de tout le tube urinaire, soit d'un de ses segments : corps de Bojanus ou uretère. L'importance des vacuoles dans lesquelles flottent les concrétions a été expérimentalement mise en évidence et diversement interprétée par MECKEL, BIAL, GUÉNOT, LAMBERTHENGI, EMELJANENKO, KRAHELKA (1910), FREITAG (1916).

Le mécanisme même de l'excrétion fut étudié par la méthode des injections physiologiques plus particulièrement par CUÉNOT et EMELJANENKO. CUÉNOT recherche le lieu de l'élimination des matières colorantes et donne la liste de celles qui sont excrétées par le rein. Ces colorants peuvent se localiser dans les vacuoles rénales (fuchsine) ou se condenser plus ou moins sur les concrétions qui prennent alors une coloration intense (orange, alizarine, indigo-carmin et surtout safranine). Presque toujours, en même temps que la couleur passe dans les anciennes vacuoles, de nouvelles, plus petites, se forment sans concrétion. Elles ne renferment que du liquide coloré et se détachent de la cellule comme le feraient des vacuoles à concrétions. Pendant l'hiver, le rein devient un organe d'accumula-

tion. Il fixe les colorants sans les excréter. CUÉNOT montre ensuite que l'élimination de l'indigo carmin n'est pas caractéristique des glandes alcalines, comme le supposait KOWALEVSKY, puisque le rein des Pulmonés a une réaction acide accentuée, et élimine cependant cette couleur. Il met en évidence, par la même méthode, le pouvoir excréteur de certaines cellules hépatiques, d'une partie de l'épithélium du canal excréteur de la glande pédieuse des Limacides et des cellules de Leydig; il homologue physiologiquement ces dernières aux glandes péricardiques des Lamellibranches et au cœur branchial des Céphalopodes, parce que, comme elles, elles fixent une même matière colorante, le carminate d'ammoniaque. De très nombreux organes éliminent le bleu de méthylène (canal excréteur du rein, des glandes salivaires et ovospermiducte). L'organisme se débarrasse du bleu comme il se débarrasse de certaines substances d'excrétion en formant des grains de pigments.

EMELJANENKO (1909), comme je l'ai déjà mentionné à propos des Lamellibranches, étudie l'excrétion de l'indigo carmin et du carminate d'ammoniaque des injections physiologiques chez *Anodonta* et chez *Helix*. Ses observations lui font adopter la théorie des condensateurs de GURWITCH. Les substances injectées se condensent à l'intérieur de vacuoles excrétrices. EMELJANENKO distingue quatre sortes de vacuoles dont les caractères spécifiques ne sont pas, à vrai dire, bien tranchés, et il conclut que dans les cellules épithéliales de l'organe de Bojanus, tout comme dans l'épithélium rénal des Vertébrés, existent des vacuoles d'excrétion ou tonoplastes de diverses sortes qui possèdent la fonction élective d'intussuscepter les substances à excréter et de les rejeter à la manière de la vésicule contractile

des Protozoaires. EMELJANENKO reconnaît que les rapports de ces vacuoles avec les granula d'Attmann demeurent inconnus, de même que la question de savoir si ces vacuoles sont des organites définitifs ou des formations transitoires. L'interprétation d'EMELJANENKO est curieuse : physicochimique pour expliquer l'élaboration, elle devient vitaliste pour rendre compte de l'excrétion.

Les travaux de KRAHELSKA (1910) et de FREITAG (1916), conçus dans un esprit histophysiologique, n'en sont pas moins des études éminemment cytologiques et seront analysés à propos de l'histologie de l'appareil rénal des Pulmonés.

Un pouvoir résorbant a été attribué à la première portion de l'uretère (SIMROTH, 1909). TAEUBER (1901) voit dans les rapports anatomiques de l'uretère et de la coquille chez *Limax* et *Paralimax*, une probabilité en faveur de cette hypothèse. La cavité de la coquille se trouve au dos des plis de l'uretère. « Est-ce que les plis et leur contenu ne seraient pas en relation avec l'organe d'élimination de la coquille rudimentaire? Est-ce qu'ils n'aspirent pas les matières devenues inutiles pour le corps en les utilisant pour la formation de la coquille d'autant plus que la conchine est un composé d'azote analogue à l'urée? ».

PLATE (1891), DESCHAMPS (1902), ROLLE (1907), voient, au contraire, dans la structure cytologique de l'uretère, une preuve de son pouvoir excréteur. L'uretère éliminerait l'eau et les sels facilement solubles, surtout le chlorure de sodium (PLATE, ROLLE).

GIROD (1894) attribuait à ce segment du tube urinaire la valeur d'une glande alcaline spéciale qui aurait transformé l'acide urique des concrétions en urate de soude soluble : CUÉNOT (1894) n'a pas tardé à réfuter cette opinion.

L'étude cytologique de l'appareil excréteur de divers Pulmonés a été souvent entreprise. Nous citerons les travaux de BEHME (1888); BUCHNER (1891), SCHOPPE (1897), STIASNY (1903), ROLLE (1907), LAMBERTHENGI (1909), SIMROTH (1909), KRAHELSKA (1910), FREITAG (1916).

Les observations très méthodiquement conduites de KRAHELSKA, apportent une importante contribution à nos connaissances cytologiques sur l'appareil excréteur des Hélicidés et méritent une analyse détaillée. L'auteur envisage la structure du rein non seulement pendant l'activité estivale, mais encore pendant le sommeil d'hiver ou après des périodes de jeûne.

L'appareil rénal d'*Helix* offre à considérer deux parties principales : le sac, les canaux. L'épithélium du sac est simple. Les cellules, prismatiques, sont séparées par une vitrée des tissus sous-jacents. Leur noyau, toujours basal, est pauvre en chromatine et contient un ou deux nucléoles plasmatiques. Leur cytoplasme, granuleux, est fortement amphophile. Il ne renferme pas d'ergastoplasme. Les cellules jeunes sont revêtues d'une bordure large et homogène qui doit être considérée comme une différenciation de protection de nature transitoire.

Les granules d'excrétion se forment dans la partie basale de la cellule. La vacuole et la concrétion qui en occupent la partie terminale apparaissent ultérieurement. Les granules sont de deux sortes : les unes sont jaunes, les autres sont incolores et hématéinophiles. Les premiers se redissolvent et subissent une nouvelle élaboration, les deuxièmes pénètrent dans les vacuoles terminales et forment par fusionnement des granules d'urine sans structure. Ces granules paraissent se transformer petit à petit en boules cristallines par le fait que des couches d'une subs-

tance transparente jaune, fortement réfringente, se disposent concentriquement contre le corpuscule hémateinophile central.

Le mode d'excrétion varie suivant la nature, la consistance et la quantité des produits d'élimination. L'excrétion liquide, l'excrétion vésiculaire, l'excrétion défécative ou l'excrétion en gouttelettes, peuvent se montrer successivement dans une même cellule. L'élimination des cellules entières se ramène sans doute à un processus dégénératif. L'excrétion holocrine ne se rencontre normalement que chez les Opisthobranches.

KRAHELKA étudie et décrit ensuite les canaux : le canal réno-péricardique qui précède le sac et le canal néphridien ou uretère qui lui succède.

Le petit canal réno-péricardique est revêtu d'un épithélium simple, prismatique, vibratile. Les cellules ont un protoplasme homogène, basophile, un noyau infracellulaire. On n'observe pas de corpuscules ou de racines à la base des cils qui sont toujours orientés vers la néphridie. L'uretère peut être divisé en plusieurs segments : le collet, la petite portion initiale de l'uretère primaire, la grande portion terminale de l'uretère secondaire. Le collet présente les mêmes caractères que le canal réno-péricardique à celà près que les cellules sont cubiques et les cils plus courts. La petite portion initiale de l'uretère primaire est revêtue d'un épithélium de même hauteur dépourvu de cils. Elle est riche en glandes muqueuses uni ou pluricellulaires.

La grande portion terminale de l'uretère primaire est formée d'un épithélium simple où l'on peut distinguer deux sortes d'éléments : des cellules prismatiques et nues,

et des cellules en calotte à cils épais. Les cellules en calotte, en forme de gobelet ou d'entonnoir, ont un cytoplasme basophile, homogène, et un noyau très chromatique. Elles possèdent des cils épais qui s'implantent dans le cytoplasme par de gros corpuscules basaux.

Les cellules de revêtement possèdent un cytoplasme à structure vacuolaire autour du noyau et renferment, sur les côtés, des tonofibrilles. Leur noyau est assez pauvre en chromatine.

Dans l'uretère secondaire, les cellules en calotte ne se rencontrent que dans le segment supérieur. Ailleurs, l'épithélium ne possède que des cellules prismatiques à cuticule large et homogène. Dans le parenchyme périnéphridial lacunaire, KRAHELSKA mentionne les éléments suivants : des amibocytes éosinophiles ou amphophiles, des cellules et des fibres conjonctives, des cellules ganglionnaires, des cellules pigmentaires, des cellules de Leydig de diverses sortes.

Pendant le repos hibernant, KRAHELSKA observe dans l'épithélium rénal, de nombreuses modifications caractéristiques d'une activité intense. Le protoplasme, précédemment granulaire, apparaît fibreux. Il y a disjonction de la chromatine; le noyau a un aspect réticulaire. La basale se plisse. Il en résulte une augmentation de la surface de contact de l'épithélium avec les espaces sanguins sous-jacents. Des amibocytes pénètrent par diapédèse dans l'épithélium glandulaire où ils dégèrent, ce qui ajoute un nouveau mode d'apport des produits d'excrétion. La cellule rénale augmente de volume et on assiste à une fusion syncytiale des cellules. Le rein devient, pendant le sommeil d'hiver, un organe d'accumulation; on n'y observe pas de divisions

cellulaires épithéliales, mais une abondante multiplication des cellules périnéphridiales et vraisemblablement de leucocytes qui se joignent aux cellules de l'épithélium pour augmenter les amas syncytiaux où s'accumulent, sous forme de boules cristallines, les produits d'excrétion.

CARL FREITAG (1916) décrit longuement l'anatomie et l'histologie de l'appareil rénal d'*Hélix*, le canal réno-péricardique, le sac, l'uretère primaire et secondaire. Sa description diffère peu de celle de KRAHELSKA. Il reconnaît au canal réno-péricardique de grands cils dirigés vers la lumière du rein et constate toutes les formes de transition entre les cellules aplaties du péricarde et les cellules du canal, puis un passage brusque de ces dernières aux néphrocytes du corps de Bojanus. Il décrit le sac comme KRAHELSKA, mais il ne reconnaît pas de cils aux cellules du néphropore interne ou collet. Comme elle il distingue à l'uretère primaire, des cellules à cils auxquelles il refuse tout rôle vecteur vis-à-vis des concrétions et des cellules à striations basales sans cils; par contre, il identifie une bordure en brosse sur ces dernières, ne rencontre pas de cellules à mucus dans cette portion de l'uretère et signale des cellules à énormes vacuoles. Il suppose que ces cellules élaborent des produits de sécrétion interne. A l'uretère secondaire, il reconnaît : des cellules à bordure en brosse, striées comme celles de l'uretère primaire, mais seulement dans leur partie basale, la partie apicale étant finement granuleuse; des cellules à cils ayant un corps protoplasmique semblable à celui des précédentes; des cellules muqueuses caliciformes. Discutant les variations morphologiques fonctionnelles, il envisage trois points :

Comment arrivent les excréments aux cellules rénales?

Quelles transformations subissent les excreta dans les cellules rénales?

Comment sont éliminées les concrétions?

A la première question, FREITAG répond par une description du chemin, parfois très long, qu'ont à parcourir les excreta pour parvenir de la lacune sanguine axiale des lamelles rénales aux vacuoles supranucléaires des cellules. Celles-ci présentent dans leur région infranucléaire des granules observés déjà par SCHOPPE et par KRAHELSKA. Tandis que SCHOPPE considère ces granules comme indépendants de la formation des concrétions et que KRAHELSKA les regarde comme éminemment sécrétoires et retirés du sang ou apportés par des éléments figurés, l'auteur pense que les granules ne sont pas préformés dans le sang ou amenés par des cellules migratrices, mais qu'ils sont toujours élaborés par la cellule rénale. La toxicité des substances de l'urine rend inadmissible la circulation sanguine de ces substances et aucune observation ne permet d'affirmer qu'elles sont apportées aux cellules rénales par des leucocytes. L'auteur conclut qu'il n'y a qu'une possibilité : l'extraction par osmose des déchets sanguins et leur élaboration par les cellules rénales.

A la seconde question, FREITAG répond d'une façon surtout négative. Il se refuse à admettre un noyau organique qui servirait, selon SCHNEIDER, SCHOPPE et KRAHELSKA, de substratum à la concrétion. Pour lui, le noyau central des concrétions est, au contraire, constitué par des sphéro-cristaux très petits, isolés ou agglomérés, perpétuellement en mouvement dans les « eaux mères », autour desquels se fait le dépôt cristallin.

Il n'entrevoit pas de rapport entre les granules et les

concrétions. Les granules décrits à la partie basale de la cellule rénale, ne sont pas des granules excrémentitiels qui vont passer directement dans les vacuoles et se transformer en concrétions. Quel est leur rôle exact? Il est difficile de le dire et la conclusion de FREITAG reste imprécise.

Pour répondre à la troisième question qu'il s'est posée, l'auteur utilise la méthode expérimentale concurremment à la méthode d'observation. Il réveille des *Helix* dans les dernières semaines de l'hibernation et leur fournit une nourriture humide. Les premières masses excrémentitielles sont rejetées deux ou trois jours après, c'est-à-dire plus tôt que normalement. Au microscope, les préparations apparaissent comme si la fixation avait été défectueuse. On observe des processus dégénératifs intenses, mais pas d'excrétion holocrine. L'excrétion est en rapport avec l'état hygrométrique de l'animal et commence d'autant plus tôt qu'on fournit plus vite de l'eau à l'Escargot. Cela se conçoit car, vu l'état de distension des vacuoles cellulaires, il est naturel que ces vacuoles ne puissent supporter un supplément de pression dû à l'apport de l'eau.

Comme je l'ai dit, KRAHELSKA a vu se détacher de petites vésicules pleines de liquide et a décrit la formation de gouttelettes qui traversent la partie distale de la cellule. D'après FREITAG, l'excrétion aqueuse est un processus continu, ou du moins il n'y a pas une telle périodicité dans l'excrétion; des injections colorées lui en fournissent la preuve, il ne peut d'ailleurs résoudre exactement le problème de l'excrétion aqueuse et se demande si elle ne se ferait pas sur les flancs des néphrocytes. Il ne peut observer de bordure en brosse; il trouve seulement une cuticule homogène dans les néphrocytes situés au sommet des plissements du corps

de Bojanus. Cette absence de brosse lui fait en fin de compte repousser l'existence d'une transsudation.

Observations personnelles. — Ce rapide exposé historique montre que le rein des Pulmonés est assez bien connu.

Néanmoins, quelques points me paraissent obscurs. Je m'efforcerai de les préciser au cours de mon étude. Ce sont l'absence ou la présence d'un chondriome ou de différenciations ergatoplasmiques dans les cellules rénales, la réalité de la bordure en brosse, le déterminisme des concrétions et le mécanisme de leur élaboration, celui de leur excrétion, l'existence ou la non-existence d'une excrétion leucocytaire, le rôle excréteur ou résorbant de l'uretère, la valeur des cellules en coin et des autres éléments décrits dans l'uretère. Toutes ces questions seront envisagées à leur place dans ma description cytologique de l'appareil urinaire des Pulmonés.

Le canal néphridien de l'Escargot

(*Helix aspersa*, Müller) comprend comme celui de *Daudebardia* (fig. 14) : un néphrostome à peine visible s'ouvrant dans le péricarde, un sac, dilatation du canal néphridien, le rein ou corps de Bojanus, situé à la partie postérieure de la cavité palléale entre le cœur et le rectum; un canal excréteur qui longe le rein (uretère primaire), puis le rectum (uretère secondaire) pour se terminer près de l'orifice rénal au voisinage du pneumostome.

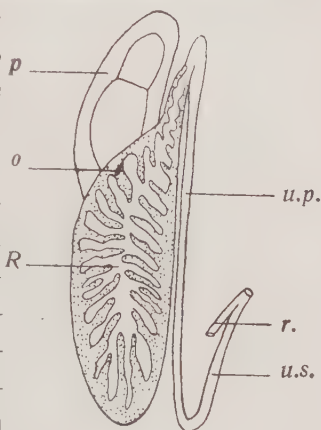


FIG. 14 — Schéma de l'appareil urinaire de *Daudebardia rufa*, Draparnaud, vu d'en haut, d'après PLATE, 1891.

p — péricarde; *o* — orifice réno-péricardique; *R* — rein; *u.p.* — uretère primaire; *u.s.* — uretère secondaire; *r* — rectum.

Le néphrostome est revêtu d'un épithélium prismatique simple à longs cils faiblement vibratiles. Les corpuscules basaux des cils sont peu développés. On observe, comme KRAHELKA et FREITAG l'avaient déjà remarqué, toutes les formes de transition entre les cellules aplaties du péricarde et celles du néphrostome, puis un passage brusque de ces dernières aux cellules du corps de Bojanus. Le corps de Bojanus a une surface interne extrêmement plissée. Ses plissements rappellent les villosités rencontrées dans le rein des Eulamellibranches. Nous aurons à examiner l'épithélium de revêtement des villosités et le tissu périrénal.

L'épithélium de revêtement est prismatique simple. Les cellules présentent un pôle basal occupé par une mince couche de cytoplasme avec le noyau et un pôle apical creusé d'une énorme vacuole renfermant une volumineuse concrétion d'aspect radié. (Fig. 15 et 16.)

Le noyau est un noyau de cellule glandulaire. Nous avons déjà suffisamment insisté sur les attributs de tels noyaux pour n'avoir pas à y revenir.

Le cytoplasme renferme de nombreux éléments figurés : des éléments chondriosomiques, des grains brun jaunâtre ou ternes, de petites vacuoles.

On peut reconnaître parfois les éléments chondriosomiques sur des préparations obtenues par des techniques non-mitochondriales, lorsque la fixation a été prolongée. La surfixation, pour la mise en évidence du chondriome importe plus que la nature même du fixateur. Ces éléments s'observent très bien après les techniques mitochondriales, comme celles de Regaud (Pl. IV, fig. 30), et il paraît étonnant que les auteurs n'aient pas observé de différenciations chondriosomiques ou même les aient niées dans le rein d'*Helix*. Au cours des éliminations provoquées

de bleu de méthylène, le chondriome se colore vitale-ment par ce produit là comme ailleurs (Pl. II, fig. 13). Les figures obtenues par cette technique qui m'est propre et celles obtenues par les techniques spécifiques du chondriome sont superposables (Pl. II, fig. 13 et Pl. IV, fig. 30). Le chondriome apparaît dans les deux cas comme formé de petits bâtonnets très courts, chondriocotes globuleux ou légère-

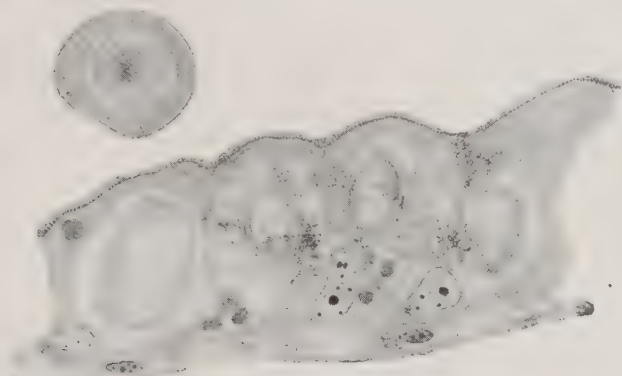


FIG. 15 et 16.

En haut. — Une concrétion bojanienne d'*Helix aspersa*. Alcool chloroforme : Gr. $\times 1.000$.

En bas. — Cellules du corps de Bojanus d'*Helix aspersa*. Gr. : $\times 1.000$. Bouin. Eosine. Hématoxyline au fer. Vert lumière.

ment flexueux, et de mitochondries. Parfois des coques mitochondriales entourent les grains brun jaunâtre.

Les grains sont de deux sortes : les bruns jaunâtre et les ternes. Les premiers, assez nombreux, réfractent la lumière, ne se colorent pour ainsi dire pas par les colorants acides ou basiques et donnent faiblement les réactions des bases puriques; les seconds sont facilement colorables, mais ne donnent pas les réactions argentiques. On observe parfois au centre de ces derniers un point brun de même aspect que les premiers grains. Par la triple coloration de Prenant,

ces constatations sont particulièrement nettes (Pl. II, fig. 14) : les grains brun jaunâtre conservent leur couleur ainsi que les points bruns dont je viens de parler; les grains ternes se colorent en vert, comme d'ailleurs le substratum des concrétions dont il sera question ultérieurement.

Les petites vacuoles, fréquentes dans tout le cytoplasme, sont visibles même après les meilleures fixations et sur les coupes fraîches par congélation. Dès le début d'une élimination aqueuse exagérée expérimentalement, le nombre et la taille des petites vacuoles augmentent.

La grande vacuole du pôle apical renferme le plus souvent une volumineuse concrétion. Les concrétions ont toutes les dimensions. Elles atteignent facilement des proportions considérables. Il n'y a aucun rapport entre leur volume et la taille de l'espèce ou l'âge de l'animal considéré. Les concrétions apparaissent sous divers aspects (Pl. IV, fig. 31). Le plus fréquemment, elles se montrent comme formées d'une série de couches déposées autour d'un centre à un ou plusieurs noyaux. Ces couches concentriques sont radiairement filamenteuses. Quelquefois deux ou plusieurs concrétions s'accolent et constituent un système composé entouré de lamelles communes. Enfin, au lieu de la concrétion unique, on peut observer de nombreuses petites concrétions animées de mouvements browniens ou des plages de substance amorphe seules ou accompagnées de petites concrétions.

La concrétion est sombre en lumière transmise, brillante en lumière directe et biréfringente en lumière polarisée. Les concrétions ne se colorent pas par les colorants basiques ou acides. Lorsque leur substance cristalline est dissoute, ce qui est très fréquent après diverses fixations, il reste une substance amorphe facilement colorable. Elle se colore par

exemple en vert par la triple coloration de Prenant, après fixation au liquide de Bouin (Pl. II, fig. 14 et 15). La composition chimique exacte des concrétions est très discutée. La réaction argentique des bases puriques est franche à leur niveau; mais, comme nous le savons, cette réaction est une réaction de probabilité, non de certitude. L'analyse chimique doit concurremment les contrôler *in vitro*. Les concrétions paraissent formées d'acide urique. Pour obtenir la réaction de la murexide, il convient de dissoudre la substance cristalline des concrétions par du carbonate de soude, car si on fait agir l'acide nitrique sur le tissu lui-même, d'autres bases puriques peuvent naître aux dépens du noyau de la cellule et, comme l'avait déjà remarqué LAMBERTHENGHI, fausser la réaction. Cette réaction secondaire est même certaine, ainsi que le montrent les cristaux obtenus dans ces conditions. Indépendamment de la réaction de la murexide, j'ai caractérisé l'acide urique par la réaction classique suivante : quelques gouttes de la solution carbonatée urique placées sur une feuille de papier imbibée de nitrate d'argent donnent une coloration brun foncé.

Pour éviter l'action de l'acide sur les tissus, on peut également recueillir les concrétions expulsées au niveau du pore urinaire. Les concrétions ne renferment-elles que de l'acide urique? C'est là une question qu'il m'est difficile de trancher. Il est possible qu'une partie de cet acide soit combinée à l'état d'urates. Une grande partie toutefois est à l'état cristallin et provoque la biréfringence observée.

La vacuole qui entoure la concrétion est plus ou moins développée. Parfois même elle paraît inexistante. On peut toujours l'accroître et la rendre visible par des injections d'eau dans le pied de l'animal.

Les cellules sont séparées du tissu conjonctif ou des capil-

lares sous-jacents par une basale. Elles sont recouvertes d'une très fine bordure en brosse, contrairement à l'opinion classique de mes devanciers; mais cette bordure est **extrêmement** fine et ne s'aperçoit bien que sur des coupes colorées par la coloration trichromique de Prenant où le contraste des couleurs la met en évidence; les poils de la brosse reposent sur de très fins corpuscules basaux (Pl. II, fig. 14). Parfois la bordure est rompue donnant issue à la concrétion.

On peut observer des leucocytes entre les cellules épithéliales. Cette diapédèse très fréquente des leucocytes à travers les épithéliums rénaux des Mollusques n'a plus lieu de nous étonner. Parfois même, mais rarement, le leucocyte est incorporé au néphrocyte. Nous reviendrons sur ce point dans l'étude du tissu périrénal.

Telle est la structure cytologique de la cellule rénale au printemps. Reste à étudier son fonctionnement. L'incorporation par la cellule des produits apportés par les leucocytes est un fait exceptionnel; la cellule rénale ne reçoit pas de cette façon la grosse part des produits à élaborer. Elle les intussuscepte réellement dans le milieu intérieur comme toutes les cellules glandulaires. Nous ne savons rien sur les processus de l'intussusception et son mécanisme demeurera sans doute inconnu, tant que nous ne posséderons que des connaissances imprécises sur la constitution physique des cellules.

Nous avons observé dans les cellules, d'une part, des éléments chondriosomiques, des grains brun jaunâtre ou ternes, des concrétions, et, d'autre part, de petites vacuoles basales et une grosse vacuole apicale. Existe-t-il des relations entre tous ces éléments? Une critique des faits d'observation directe jointe à l'expérimentation me permettra de discuter cette question.

Les grains brun jaunâtre ont peut-être une origine mitochondriale, comme tend à le prouver la coque observée autour de certains d'entre eux, soit par les techniques mitochondriales habituelles, soit par la fixation du bleu de méthylène au cours de l'élimination provoquée de ce colorant (Pl. II, fig. 13).

Les grains brun jaunâtre et les grains ternes ont une parenté indéniable. Dans la triple coloration de Prenant (Pl. II, fig. 14), les premiers, comme je l'ai dit, conservent leur couleur; les seconds se colorent en vert. Or, entre ces deux types de grains existent des grains de couleur intermédiaire entre le jaune et le vert, et d'autres à centre brun et à coque verte. Deux hypothèses peuvent être envisagées : les grains bruns naissent au centre des grains colorés en vert; la coque verte provient d'une dissolution de la solution de la substance des grains brun jaunâtre. Dans le premier cas, les grains ternes, colorables par le vert lumière, élaboreraient les grains jaunes; dans le second, ils en proviendraient. Il est difficile de trancher entre ces deux hypothèses. Néanmoins, la seconde paraît, dans ce cas, la plus probable. Nous connaissons, en effet, l'origine des grains jaunes. Ils semblent se former aux dépens du chondriome. Donc, les figures de passage entre les grains jaunes et les grains ternes, dont nous n'entrevoyons pas l'origine cytoplasmique directe, doivent être considérées comme résultant d'une transformation des grains jaunes en grains ternes et non l'inverse. Si j'ajoute à cette observation que les grains jaunes donnent plus fortement la réaction des bases puriques que les grains ternes, peut-être pourra-t-on considérer que la substance colorée en vert provient de la dissolution des grains jaunes. Quelle est la destinée des grains jaunes et des grains ternes? Les grains ne sont jamais expulsés en nature

en dehors de la cellule; l'hypothèse de la dissolution des grains reçoit par ce fait même une confirmation. Que devient la substance des grains dissous? Existe-t-il un rapport entre les grains et les concrétions? Ce rapport, affirmé par les uns, a été nié par les autres. Les concrétions et les grains jaunes donnent par les méthodes microchimiques de recherche des bases puriques des réactions positives toutes deux, mais inégales. De plus, lorsque la substance purique a été dissoute par du carbonate de potasse, ni les grains, ni les concrétions ne se colorent par les réactions argentées. Ces faits plaident en faveur d'une parenté chimique entre ces deux sortes de formations. Un autre argument peut être tiré de l'étude comparative. De tels grains puriques existent dans toute la série des Mollusques. Ce sont les grains d'excrétion, et ces grains sont redissous avant d'être éliminés. Comme les grosses concrétions uniques n'apparaissent que dans les cellules où l'élimination est bloquée, où il y a rétention aqueuse, on peut penser que les concrétions naissent aux dépens de la substance des grains.

Pour expliquer la nature des concrétions, on peut envisager deux alternatives : ou les concrétions naissent aux dépens de la substance des grains, ou elles naissent aux dépens d'une autre substance qui n'est pas à l'état figuré dans la cellule. Dans l'espoir d'apprécier la naissance des concrétions, j'ai injecté malheureusement sans résultat diverses substances susceptibles, soit d'être élaborées par la cellule rénale, soit de la traverser à l'état soluble pour accroître les concrétions. Le plus souvent, la quantité d'eau nécessaire à l'injection de ces substances produit, en s'éliminant, la rupture des vacuoles et, corrélativement, l'expulsion des concrétions. Toute autre appréciation devient alors impossible. L'origine des concrétions aux dépens de la

substance des grains est probable, mais non certaine. Les injections de diverses substances colorantes n'ont pu me donner ici la clef du problème qu'elles m'avaient fournie pour le cœur branchial du Poulpe.

Le mécanisme de la formation des concrétions est plus facile à suivre. On peut observer des corps figurés de divers aspects dans les vacuoles. Pour KRAHELSKA, ce sont les granules ternes qui, passant dans les vacuoles, se fusionnent en fournissant un substratum à la substance cristalline des concrétions. Effectivement, après la dissolution de la substance cristalline, j'ai pu constater l'existence d'un substratum se colorant comme les grains ternes du cytoplasme. D'autre part, d'après KRAHELSKA, on observe souvent en été des amas uniquement organiques, tandis qu'en hiver la substance cristalline apparaît autour de ces amas. L'observation de KRAHELSKA est quelque peu contestable, car j'ai pu voir en toutes saisons des concrétions donnant la croix en lumière polarisée. Pour FREITAG, le noyau central des concrétions est constitué de sphéro-cristaux très petits isolés ou agglomérés, perpétuellement en mouvement dans les eaux mères de la vacuole. Il est certain que de très petites concrétions existent dans quelques vacuoles; qu'elles peuvent s'unir pour s'entourer de lamelles communes et donner une grosse concrétion unique. FREITAG prétend, en outre, que le stroma organique observé lorsque la substance cristalline a été dissoute est un artefact résultant de l'action du solvant sur le cytoplasme. Il me paraît avoir tort sur ce point. Mes observations m'ont permis de rencontrer dans les vacuoles soit un magma, soit de petites concrétions très mobiles, soit une grosse concrétion cristalline à centre cristallin ou non, simple ou multiple. Si la substance cristalline est dis-

soute, il reste toujours un substratum amorphe facilement colorable.

Puisque le magma amorphe ne précède pas l'apparition des concrétions, on ne peut considérer celles-ci comme résultant d'une imprégnation du substratum amorphe par une substance cristalline, comme le pense KRAHEL'SKA. Il est plus logique d'admettre que le substratum ne préexiste pas à l'apport de la substance cristalline, mais se dépose concurremment à elle autour du centre de formation. Le centre de formation peut être de diverses sortes, petite concrétion, substance organique, grains de nature variée. Peut-être, la substance albuminoïde du substratum n'est-elle autre que la substance des grains ternes, résidu des grains jaunes, substance plus ou moins fluidifiée dans la vacuole apicale. C'est là une simple supposition qu'autorise seulement une similitude de colorabilité (Pl. II, fig. 14 et 15). Sauf par leur nature purique plus pure les concrétions ne diffèrent pas essentiellement des grains cytoplasmiques.

Le facteur de la formation des concrétions uniques paraît être la vacuole résultant elle-même d'une rétention aqueuse. Cette rétention aqueuse est morphologiquement et expérimentalement appréciable. La vacuole, en effet, est, dans bien des cas, d'une netteté parfaite sur des dissociations, des coupes par congélation et des coupes à la paraffine après diverses fixations. La faible dialyse qui peut, en partie, expliquer la rétention, s'exprime par la réduction considérable de la brosse dans les cellules à excrétion solide. Elle peut être expérimentalement mise en évidence par des injections d'eau dans le coelome : les petites vacuoles cytoplasmiques grossissent, confluent, se fusionnent dans la grande vacuole apicale qui devient énorme et finit par déchirer la paroi cellulaire en mettant en liberté les concrétions (Pl. II, fig. 15).

Cette excrétion n'est pas exceptionnelle, elle représente un phénomène normal, ainsi que permettent de l'apprécier les amas de concrétions solides rejetés par le pore urinaire. La présence d'une bordure en bosse, que mes observations ne permettent d'affirmer, montre qu'une dialyse très faible se produit concurremment à l'excrétion solide, que les deux modes d'excrétion solide et liquide ne sont pas de nature opposée et que l'excrétion solide peut être considérée comme un accident dû à l'insuffisance du premier mode d'excrétion.

D'autres formes d'excrétion, l'excrétion vésiculaire et l'émission de gouttelettes ont été décrites. Elles paraissent plutôt résulter d'artifices de fixation qu'exprimer un mode réel d'excrétion.

Le repos hivernal, auquel les Hélicidés sont soumis, offre l'avantage d'apprécier l'état de la brosse lorsque la sécrétion est bloquée. Si la brosse est une formation contingente liée au passage de l'eau, elle doit disparaître en hiver; si elle offre une certaine fixité, elle doit pouvoir être appréciée en cette saison. Or, elle est même plus nette en hiver qu'en été, l'élimination abondante masquant les détails de la striation.

Le tissu sous-jacent à l'épithélium rénal ou tissu péri-rénal est, à de nombreux points de vue, intéressant à étudier. Parfois, la basale de l'épithélium revêtant l'une des parois d'un plissement est presque accolé à la basale de l'épithélium revêtant l'autre paroi, ne laissant entre elles qu'un faible espace occupé par un capillaire. D'autre fois, entre ces deux épithéliums s'observe un abondant tissu conjonctif avec quelques fibres musculaires lisses et des cellules fixes ou mobiles chargées de granulations jaunâtres. Certaines de ces cellules sont en voie de division amitotique. Ces éléments arrivent à former de véritables plages, surtout pendant la

période d'accumulation hibernale. Comment doivent-ils être interprétés? Les uns sont des cellules conjonctives fixes, les autres des leucocytes chargés de produits d'excrétion. Ils s'accumulent là, comme je l'ai signalé chez bon nombre de Lamellibranches. Nous verrons dans un instant l'origine probable de ces déchets. Une première idée m'est venue à l'esprit. Elle se rattache à une conception générale et féconde de mon Maître, M. le Professeur PRENANT. Les cellules épithéliales et conjonctives, soumises à une même influence, en dépit de leur nature spécifique, sont susceptibles de fonctionner de la même façon; une même influence chimique détermine une véritable « secrétose » dans la région où s'exerce son action. Les exemples d'un tel phénomène sont nombreux : je citerai la glande mammaire où les cellules conjonctives et les cellules épithéliales élaborent toutes deux de la graisse; la glande salivaire postérieure des Céphalopodes où les cellules conjonctives interacineuses sécrètent la même substance que les cellules épithéliales des acini (VERNE, 1922). Toutefois, cette explication ne s'applique pas à tous les éléments des plagues que je viens de décrire. Les leucocytes doivent en être exclus et les injections physiologiques de carmin d'ammoniaque montrent que quelques-uns des éléments conjonctifs fixent cette couleur et sont semblables aux cellules à carminate du tissu conjonctif du reste de l'organisme et non aux cellules épithéliales du corps de Bojanus qui éliminent au contraire l'indigo carmin. Les leucocytes sont des éléments vecteurs des substances urinaires élaborées par les néphrocytes à carminates. L'excrétion leucocytaire si fréquente chez certains Lamellibranches est, chez les Pulmonés, très réduite.

L'accumulation de phagocytes mobiles est surtout importante au moment du repos hibernale où la diapédèse devient

impossible, par suite peut-être de la turgescence des cellules rénales fonctionnant alors comme néphrocytes accumulateurs.

L'uretère qui fait suite au corps de Bojanus peut être divisé en deux segments : l'uretère primaire longeant le rein et l'uretère secondaire longeant le rectum. L'uretère primaire débouche dans le corps de Bojanus par un collet.

Le collet, très réduit, à épithélium cilié, d'après KRAHELSKA, sans cils, d'après STIASNY et FREITAG, est, en réalité, formé d'abord de cellules de transition sans cils et, ensuite, de cellules à longs cils analogues à ceux de certains éléments en coin que nous rencontrerons dans le reste de l'uretère.

L'uretère primaire comprend, d'après KRAHELSKA, deux segments : un segment proximal très court sans cils et riche en éléments muqueux et un segment distal très long à cellules à bâtonnets et à bordure en brosse entremêlées de quelques cellules en coin avec de longs cils. Pour FREITAG, il n'y a pas lieu de faire de distinction entre les portions proximale et distale. Il ne semble pas, en effet, que ces deux portions diffèrent sensiblement. L'épithélium simple qui les constitue comprend deux variétés de cellules, les unes à bâtonnets et à brosse, très nombreuses; les autres ciliées, isolées et assez rares.

Les cellules à bâtonnets et à brosse (Pl. II, fig. 11 et 12) sont des éléments prismatique allongés. Leur noyau, peu chromatique, est assez gros. Au moment de l'activité estivale et au cours des hypersécrétions provoquées, il subit une antéropulsion marquée. Ce noyau s'observe quelquefois en amitose. Le cytoplasme est homogène. Les petites vacuoles observées, suivant les auteurs, dans la région péri ou supra-nucléaire n'existent que lorsque la fixation a été défectueuse

ou cours d'hypersécrétion provoquée. Des bâtonnets perpendiculaires à la basale s'étendent presque d'un pôle à l'autre de la cellule. A leur extrémité apicale, ils s'égrènent fréquemment. Ces bâtonnets furent considérés comme des tonofibrilles par KRAHELSKA qui prétend les voir s'insérer, d'une part, sur la basale; d'autre part, sur la cuticule des cellules. La majeure partie de ces bâtonnets me paraît de nature mitochondriale. Deux catégories de faits plaident en faveur de cette assertion : les résultats donnés par les techniques mitochondriales d'une part, la morphologie et les modifications expérimentales d'autre part. Les techniques mitochondriales d'Altmann, de Benda, de Regaud colorent électivement ces éléments comme les bâtonnets de Heidenbain du rein des Vertébrés (Pl. IV, fig. 32). Il en est de même au cours des éliminations de bleu de méthylène, après fixation par mon réactif spécial. Après surfixation par des liquides réputés non-mitochondriaux, comme le liquide de Bouin, les bâtonnets se laissent, il est vrai, parfois colorer par l'hématoxyline au fer, donnant des images aussi belles que celles obtenues par le procédé de Regaud. Cela n'a pas lieu de nous étonner : j'ai déjà fait remarquer que la surfixation importe plus encore que la nature du fixateur, pour obtenir de bonnes préparations mitochondriales. Les arguments d'ordre morphologiques sont les suivants. L'extrémité apicale des bâtonnets s'égrènent souvent en grains de sécrétion au cours d'altérations ou d'hypersécrétions provoquées (Pl. II, fig. 12); je pense donc que la majorité des bâtonnets sont de nature chondriosomique, quelques-uns seulement pouvant être considérés comme des fibrilles. Les cellules reposent sur une basale et sont surmontées d'une fine bordure en brosse (Pl. II, fig. 11 et 12). Les poils de la

brosse s'implantent sur des corpuscules basaux assez difficiles à dénombrer.

Quelle est la fonction de ces cellules : deux opinions ont été soutenues. L'une admet au niveau de l'uretère une résorption urinaire; l'autre, une sécrétion. C'est imbu de la théorie d'ailleurs fausse de LUDWIG que beaucoup d'auteurs ont voulu, dans de très nombreux organes rénaux, rechercher un lieu de résorption urinaire. Nous avons vu que ce rôle avait été attribué à tort au sac rénal des Céphalopodes. J'ai mentionné dans le rappel des connaissances antérieurement acquises sur le rein de l'Escargot qu'il fut aussi accordé à l'uretère de cet animal. La structure même des cellules doit, avant toute expérimentation, faire penser à un rôle sécréteur. Les cellules sont, en effet, polarisées pour une sécrétion et non pour une résorption. Le chondriome est basal, les grains de sécrétion apicaux. Je ne ferai pas état, pour confirmer cette opinion, d'une observation de FREITAG qui constate qu'en période de sécheresse la lumière de l'uretère est extrêmement réduite, alors qu'en période humide elle est très dilatée. Pour avoir quelque valeur, il faudrait que cette observation fut faite dans un segment d'uretère compris entre deux ligatures. Je mentionnerai seulement l'expérience suivante que j'ai instituée par analogie avec celle que j'ai effectuée autrefois pour résoudre le même problème au niveau du tube urinaire des Vertébrés : le bleu de méthylène des injections physiologiques s'élimine en partie par l'uretère en colorant à son passage le chondriome. Or, en suivant la marche de la couleur, on constate qu'au début le bleu colore la basale, tandis qu'à la fin de l'élimination, il ne colore plus que les grains apicaux. Cette élimination est très lente. Elle débute quelques heures après l'injection pour se prolonger pendant plusieurs jours. Les

cellules à bâtonnets et à brosse de l'uretère ont donc bien le rôle excréteur que le simple examen cytologique devait leur faire attribuer.

La deuxième variété de cellules est constituée par des éléments ciliés (Pl. II, fig. 11 et 12). Ils ont la forme de pyramide à sommet inférieur et sont intercalés en coin entre les cellules à brosse. Ils possèdent un noyau riche en chromatine et un cytoplasme fortement basophile. Ils sont recouverts de cils dont la longueur dépasse la hauteur des cellules qui les portent. Ces cils battent tous dans le même sens, celui du courant urinaire. Les cils se colorent en rouge par la triple coloration de Prenant comme toutes les formations de cette nature et sont implantés sur de gros corpuscules basaux. Deux points me paraissent devoir attirer l'attention : la modification du rapport nucléoplasmique par augmentation de volume du noyau et la forte basophilie du protoplasme. Celle-ci semble indiquer un passage à l'état dissous de la chromatine nucléaire dans le cytoplasme. Semblable fait a été observé par PRENANT dans les cellules à membranelles. Il peut être interprété comme un indice de la grande activité cellulaire : le mouvement absorbe une grande quantité d'énergie dont la production se manifeste par l'hypertrophie du noyau et l'issue de chromatine nucléaire. De tels phénomènes sont à rapprocher de ceux qu'on observe dans les cellules glandulaires. Ils paraissent être l'expression d'une activité cellulaire considérable, quelque soit la nature de cette activité. Quel est le rôle des éléments vibratiles de l'uretère? FREITAG ne croit pas à l'action vectrice des cellules à cils vis-à-vis des grosses et dures concrétions. Le mouvement des cils du rein vers le pore urinaire indique cependant que l'uretère ne reste pas inactif dans l'expulsion des produits urinaires. L'expérience de la limace artificielle

réalisée, comme on le sait, avec l'œsophage de grenouille, montre la force appréciable qui résulte de la somme des forces produites par le battement des cils de chaque cellule. D'ailleurs, j'ai observé directement sur un fragment d'uretère le déplacement des concrétions grâce au mouvement ciliaire.

Enfin, ainsi que je l'ai dit, FREITAG décrit dans l'uretère des cellules à gros noyau et à énorme vacuole auxquelles il attribue le rôle d'élaborer des produits de sécrétion interne. Sur des coupes convenablement fixées, je n'ai pas observé de semblables éléments. Les cellules à brosse peuvent parfois posséder un noyau plus gros que de coutume, mais elles conservent tous leurs attributs, brosse et bâtonnets.

L'uretère secondaire n'a pas une structure qui le différencie beaucoup de l'uretère primaire. On y rencontre des cellules à bordure en brosse, avec quelques cellules ciliées dans la partie supérieure et quelques cellules muqueuses dans la partie inférieure.

La majeure partie de ce segment a la même fonction que le segment précédent et ne doit pas lui être opposé au point de vue cytologique.

En terminant, je mentionnerai comme organe excréteur: le foie dont une catégorie de cellules élimine des corps puriques, que j'ai pu identifier par la méthode argentique; les cellules de Leydig qui, comme CUÉNOT l'a montré, accumulent le carminate d'ammoniaque et sont, en cela, les homologues physiologiques des glandes péricardiques des Lamellibranches; divers épithéliums (celui du canal excréteur, des glandes salivaires, d'un segment de l'intestin) qui sont colorés par le bleu de méthylène. Enfin les pigments eux-mêmes, là comme ailleurs, peuvent être considérés comme des déchets protéiques.

Conclusions. — L'appareil urinaire des Pulmonés est constitué par le rein, certaines cellules hépatiques et des cellules conjonctives. Le rein et les cellules hépatiques éliminent l'indigo carmin, les cellules conjonctives le carmin d'ammoniaque.

Le tube urinaire comprend un néphrostome cilié s'ouvrant dans le péricarde, un sac, dilatation du canal néphridien, le corps de Bojanus, situé à la partie postérieure de la cavité palléale, un uretère qui longe le corps de Bojanus, puis le rectum pour se terminer près de l'orifice anal au **voisinage** du pneumostome. Les parois du corps de Bojanus **extrêmement** plissées sont revêtues d'un épithélium simple, prismatique et **glandulaire**. Les cellules **présentent** un pôle basal occupé par une mince couche de cytoplasme avec le noyau et un pôle apical creusé d'une énorme vacuole, renfermant une volumineuse concrétion urique. Mes recherches tentent à préciser certains détails de structure cytologique de la cellule bojanienne et à établir le mode de formation des concrétions. Je montre la présence indéniable d'éléments chondriosomiques dans la cellule : ce sont des mitochondries et de très courts chondriocontes. Le chondriome comme celui des autres cellules rénales se colore en bleu au cours de l'élimination du bleu de méthylène. J'ai pu identifier des grains jaunes et des grains ternes. Les uns paraissent résulter de l'activité chondriosomique, les autres proviennent des premiers dont une partie de la substance a été dissoute. Les concrétions se forment au sein d'une vacuole. Elles résultent de dépôts successifs, autour d'un support de nature variable, d'une substance résultant de la dissolution de grains cytoplasmiques. La substance des concrétions est représentée d'une part par de l'acide urique cristallisé,

d'autre part, par un substratum qui offre les mêmes caractères de colorabilité que les grains ternes.

La cellule bojanienne possède comme les autres cellules rénales une excrétion par dialyse attestée par une très fine bordure en brosse que mes observations ont mise en évidence; mais ce mode d'excrétion n'est pas suffisant; une rétention aqueuse se produit, de grosses concrétions se forment et leur excrétion n'est plus possible que par effraction. La pression intra-vacuolaire rompt la vacuole et les concrétions sont mises en liberté. Elles se retrouvent entières dans les produits d'excrétion éliminés par le pore urinaire.

Dans le tissu périrénal j'ai trouvé de rares cellules conjonctives à carminate et des leucocytes chargés de déchets urinaires. L'excrétion leucocytaire, moins active que chez de nombreux Lamellibranches, existe encore chez les Pulmonés. Pendant les périodes de repos hivernal, principalement, on observe de véritables plages rénales épithélio-conjonctives dans lesquels les éléments sans doute soumis à une mince influence locale élaborent, malgré leur origine différente, les mêmes substances.

Le conduit excréteur comprend un collet cilié et un uretère à deux variétés de cellules, les unes à bâtonnets et à brosse très nombreuses, les autres en coin et ciliées rares. Les premières ont un pouvoir excréteur, et non résorbant, attesté par leur polarité et l'élimination du bleu de méthylène des injections physiologiques qui les traverse de la base vers la brosse. Les secondes ont un rôle vecteur vis-à-vis des substances urinaires. Il convient de noter la modification du rapport nucléoplasmique par augmentation de volume du noyau et la basophilie du cytoplasme, indice d'une production d'énergie considérable des cellules ciliées. Dans la

dernière portion de l'uretère quelques cellules muqueuses sont à signaler.

Tous les Pulmonés que j'ai examinés ont un appareil excréteur analogue à celui d'*Helix aspersa* Müller. Il en est ainsi chez *Limnæa stagnalis* L., *Helix pomatia* L., *Helix variabilis* Drap. *Cochlicella barbara* L. et *Limax agrestis* L. dont j'ai étudié l'appareil urinaire.

§ 3. — Prosobranches.

SOMMAIRE. — Données antérieures. — Observations personnelles. — Conclusions.

Je serai bref sur l'appareil urinaire des Prosobranches et des Opistobranches, ces animaux ne présentant aucun mode nouveau d'excrétion. Je m'efforcerai de vérifier simplement si les données précédemment acquises chez les autres Mollusques s'appliquent à ces deux groupes assez hétérogènes.

Données antérieures. — Comme je l'ai rappelé, l'excrétion urinaire est dévolue chez les Prosobranches : à l'appareil néphridien dont les complications anatomiques sont très variées; à des cellules closes du tissu conjonctif rassemblées parfois en un véritable organe (glande à concrétions du Cylostome); à des néphrocytes hépatiques propres à certains groupes.

Au nombre de deux (Néritacés exceptés) les néphridies des Diotocardes sont en général très inégales. Elles possèdent la même structure (*Fissurella*, *Patella*) ou une structure différente (*Trochus*, *Haliotis*) le rein gauche ou sac papillaire étant même alors dépourvu de toute fonction urinaire pour certains auteurs : PERRIER (1889), FLEURE (1904), SPILLMANN (1905).

Au rein gauche unique des Monotocardes est souvent annexée une glande particulière : la glande néphridienne (*Buccinum*, *Nassa*, *Purpura*, *Murex*) dont une partie, la partie vasculaire ou glande hématique, n'est pas excrétrice.

Le rein des Prosobranches a donné lieu aux importantes études comparatives de HALLER (1885) et de R. PERRIER (1889) en dehors d'études particulières sur une espèce ou sur les seuls organes rénaux de cette espèce. Les animaux les plus étudiés furent parmi les Diotocardes : la Fissurelle BOUTAN (1885), le Troque, ROBERT (1900), l'Haliotide WEGMANN (1884), FLEURE (1904), TOTZAUER (1905), PALMER (1901); la Nérítine, LENSSSEN (1903), BOURNE (1908), la Patelle CUNNINGHAM (1883), GOODRICH (1898), BOUTAN (1900) et parmi les Monotocardes, la Paludine, LEYDIG (1850), SPEYER (1885), le Cyclostome CLAPARÈDE (1858), BARFURTH (1884); GARNAULT (1888) ; les Buccins DAKIN (1912).

L'appareil excréteur des formes parasites a été décrit ou mentionné dans des espèces variées. Il manque dans d'autres. Aucune étude générale n'en a été entreprise. La régression de l'appareil urinaire serait intéressante à comparer au degré du parasitisme. On trouvera des données sur l'appareil urinaire de ces formes dans les travaux de VOIGT (1901), de SCHEPMANN et de NIERSTRASZ (1909), de NILES ROSEN (1910), de HEATH (1910), de RANDALL et HEATH (1912), de KOEHLER et VANEY (1912).

Les Hétéropodes peuvent être rapprochés des Prosobranches. Leur appareil excréteur a été décrit dans les travaux de GEGENBAUR (1855), de JOLIET (1883), RYWOSCH (1905), de KRASUCKI (1911) et de REUPSCH (1912).

Au point de vue chimique je mentionnerai les travaux de LEYDIG (1850) qui observe contrairement à MECKEL (1846) une réaction positive de la murexide sur les produits d'ex-

crétion de la Paludine et de GRIFFITHS (1887) qui, à l'inverse de GIBSON (1887), réussit cette même réaction sur le rein de la Patelle. BARFURTH (1884) chez Cyclostome ne trouve ni acide urique, ni guanine, ni xanthine. WEGMANN (1884), chez l'Haliotide, met en évidence de l'acide urique.

L'histologie du rein des Prosobranches est envisagée dans l'important travail de R. PERRIER (1889). Considéré autrefois B. HALLER (1885), GARNAULT (1887), comme stratifié (1889), l'épithélium rénal des Prosobranches est simple R. PERRIER. La statification apparente était due à l'obliquité des coupes.

Dans le rein des Diotocardes, de la Valvée et dans la glande néphridienne des Monotocardes dits normaux il n'existe, d'après R. PERRIER (1889), qu'une variété de cellules. « Les cellules sont généralement ciliées à protoplasme à peu près également répandu dans tout le corps de la cellule. Quelquefois elles ne contiennent pas de concrétions étrangères et ne laissent voir que des granulations protoplasmiques. D'autres fois, au contraire, les matières excrétées par la cellule se condensent dans celle-ci sous forme de petites concrétions en général assez nombreuses et pouvant exister dans toute l'étendue de l'élément (l. c.) »

Tel n'est pas l'avis de tous les auteurs. Chez *Haliotis* HALLER (1885-86) distingue des cellules néphridiennes à matières extractives jaunes et d'autres à matières extractives brunes, tandis que FLEURE (1914) admet une seule variété de cellules, ces cellules n'étant pas ciliées. Ce dernier auteur pense qu'il est impossible d'interpréter son observation comme résultant d'une mauvaise fixation puisque les cils sont conservés sur les mêmes préparations au niveau de l'intestin.

Chez *Neritina*, alors que LENSSEN (1903) décrit une seule

espèce d'éléments cellulaire, BOURNE (1908) en distingue deux. Il reconnaît des cellules glandulaires et des cellules ciliées et localise même leur répartition. Enfin l'absence de vacuole a été contestée dans la cellule rénale des *Diotocardes*. TROBLER (1900) chez *Parnophorus* et RANDALL et HEATH (1912) chez des *Asterophila* parasites décrivent des vacuoles rénales intracellulaires.

Dans le rein des *Monotocardes*, Valvée exceptée, il existe pour R. PERRIER (1889), plusieurs variétés de cellules.

1° Des cellules glandulaires à vacuoles. « Les liquides excrétés, dit-il, se concentrent en un même endroit, de façon à constituer une vacuole sphérique, placée vers la périphérie de la cellule. Cette vacuole grossit de plus en plus et les sels contenus en suspension dans le liquide qui la forme, ne tardent pas à se condenser en une grosse concrétion, ou quelquefois en plusieurs petites masses occupant le centre de la vacuole, sans que jamais le protoplasme lui-même en contienne dans son intérieur. Ces cellules ne sont pas en général ciliées.

2° « Des cellules ciliées non secrétantes disposées surtout dans les points du revêtement épithélial directement en rapport avec la cavité urinaire. »

3° Des cellules muqueuses, rencontrées dans ces mêmes régions chez certain nombre de types seulement. »

4° « Enfin dans la glande néphridienne observée chez les *Monotocardes* dits normaux, on rencontre des cellules glandulaires ciliées analogues à celles du rein des *Diotocardes* et que j'ai déjà mentionnées.

Ces observations de R. PERRIER ont été en général acceptées.

L'excrétion varie chez les *Prosobranches* pour R. PERRIER selon que l'on a affaire à une cellule rénale à proto-

plasme homogène (type Diotocarde) ou à une cellule à vacuole (type Monotocarde). « Dans le premier cas la sécrétion semble se faire seulement par osmose »; dans le second « la vacuole, entourée d'une mince couche de cytoplasme, se sépare de la cellule emportant avec elle les concrétions ». Il existerait ainsi une complication progressive de la structure de la cellule rénale dans la série des Prosobranches.

L'étude physiologique de l'excrétion urinaire est due surtout à CUÉNOR (1899). Chez les Diotocardes, les deux reins de la Patelle éliminent l'indigo-carmin et la fuchsine acide. le rein droit de l'Haliotide et du Troque élimine l'indigo, le gauche le carminate d'ammoniaque. Chez les Monotocardes (*Paludina*, *Cyclostoma*, *Buccinum*, *Nassa*, *Purpura*, *Murex*) les cellules ciliées éliminent le carminate, les cellules à vacuole, l'indigo. Les cellules ciliées de la glande néphridienne participent quelquefois (*Buccinum*) à l'absorption du carminate. En somme le rein unique des Monotocardes semble représenter physiologiquement les deux reins des Diotocardes du type *Haliotis*.

A côté du rein il convient de mentionner les cellules excrétrices du tissu conjonctif dont on trouvera la répartition dans le travail de CUÉNOR. Elles éliminent le carmin d'ammoniaque et contiennent des granulations jaunâtres de nature purique et parfois de la mélanine et du calcaire. Elles sont nombreuses chez la Paludine. Les cellules conjonctives d'une Paludine âgée en sont littéralement bourrées. Chez le Cyclostome certaines cellules conjonctives forment une véritable glande dont les éléments renferment un volumineuse concrétion urique. Cette glande a été bien étudiée par MERCIER (1911-1913). Le mode de formation des concrétions est comparable à celui que j'ai déjà maintes fois décrit. Les bacilles qui existent dans la glande n'interviennent en

aucune autre façon dans l'élaboration des corps puriques.

Les corps puriques du tissu conjonctif peuvent être, comme chez les Lamellibranches, repris par des leucocytes et accidentellement éliminés par eux.

Dans certains groupes mentionnons enfin des cellules hépatiques excrétrices. Des cellules péricardiques ont peut-être quelquefois la même fonction.

Observations personnelles. — Mes observations se borneront à vérifier dans ses grandes lignes la constitution histologique de l'appareil urinaire des Prosobranches. J'ai dit que la présence de cils et l'absence de vacuoles dans les cellules rénales des Diotocardes avaient donné lieu à discussion. Cette question est donc à envisager. On peut se demander, d'autre part, si chez les Monotocardes, la formation des concrétions intravacuolaires n'est pas précédée comme ailleurs par l'apparition de grains cytoplasmiques. On doit apprécier enfin si la complication progressive de la cellule rénale admise par R. PERRIER dans la série des Prosobranches et niée par d'autres est oui ou non acceptable.

J'étudierai tout d'abord les reins de quelques Diotocardes.

L'anatomie de l'appareil urinaire de la Fissurelle (*Fissurella mamillata* Risso) est bien connue depuis les travaux de J. IHERING (1878), de BOUTAN (1885), de HALLER (1885), et de R. PERRIER (1889). Cet appareil se compose de deux reins morphologiquement symétriques mais l'un des deux, le droit, est extrêmement développé, tandis que le gauche est très réduit. Quelques trabécules divisent la cavité du rein.

L'histologie de cet appareil a été moins bien décrite que son anatomie. L'épithélium rénal est simple. Il est prisma-

tique et glandulaire sur la paroi inférieure du sac et au niveau des trabécules. Il est cubique et de revêtement sur la paroi supérieure. Les cellules glandulaires reposent sur une basale qu'un endothélium sépare d'espaces sanguins assez larges. Elles sont recouvertes d'une bordure en brosse et même de cils. A la base des cellules s'observent des tonofibrilles et des chondriocontes perpendiculaires à la basale. La partie supérieure ou le corps entier de la cellule est rempli de boules jaunes assez grosses qui s'éclairent en lumière polarisée. Ces boules ne sont jamais rejetées à l'extérieur. Elles s'accumulent indéfiniment dans les cellules. Les vieilles Fissurelles (pl. IV, fig. 26) en contiennent toujours beaucoup plus que les jeunes. Le noyau des cellules possède un gros nucléole, il occupe le plus souvent le milieu des cellules à moins que les boules d'accumulation ne le rejettent à la base. La cellule rénale de la Fissurelle par beaucoup de points se rapproche de la cellule que nous avons observée chez les Céphalopodes et plus particulièrement chez le Poulpe.

Les reins de *Gibbula cineraria* L. et de *Calliostoma conuloides* Lam. offrent entre eux de grandes ressemblances. Le rein droit reste seul fonctionnel d'une façon certaine; le rein gauche se modifie et se transforme en sac papillaire dont le pouvoir excréteur a été contesté. Le rein présente de nombreux plissements internes. R. PERRIER distingue dans l'épithélium rénal des Trochidés trois sortes d'éléments : des cellules glandulaires à cytoplasme granuleux, des cellules muqueuses, des cellules ciliées non sécrétrices. Les cellules glandulaires de R. PERRIER, les seules que j'ai à examiner, extrêmement nombreuses, ont une structure identique à celles du rein de la Fissurelle, les boules d'excrétion étant seulement d'un diamètre plus petit.

La Patelle (*Patella vulgata* L.) possède deux reins inégalement développés. RAY LANKESTER (1881), CUNNINGHAM (1883), R. PERRIER (1889), BOUTAN (1900) en donnèrent de bonnes descriptions anatomiques. Le rein gauche est très petit; il a une forme triangulaire. Par son bord gauche il est contigu au péricarde; par son bord droit il voisine au rein droit dont le rectum le sépare. Le rein droit est très développé, il longe le muscle en fer à cheval et entoure presque complètement le corps de l'animal. Ce rein communique avec le péricarde par un conduit situé au-dessous du rectum et du rein gauche. Les orifices des deux reins s'ouvrent de part et d'autre du rectum. L'épithélium rénal est simple. Il est constitué de cellules prismatiques reposant sur une basale. Une mince lame conjonctive sépare cette dernière des espaces sanguins sous-jacents. Les cellules sont remplies de grains de sécrétion assez petits. Ces grains ont une couleur jaune noirâtre. Ils sont insolubles dans la plupart des réactifs. Les acides étendus et la potasse diluée sont sans action sur eux. Une lessive alcaline concentrée fait disparaître le pigment mais laisse un substratum incolore. Les vapeurs de chlore, employées suivant la technique de MAYER et de GRYNFELT dépigmentent aussi les grains. Ils paraissent donc être formés d'une mélanine unie à un substratum insoluble. La mélanine représenterait une dislocation insuffisante des déchets protéiques dont toute la substance ne parviendrait pas à l'état d'urée. Les cellules sont recouvertes d'une cuticule striée et, surtout vers le pore urinaire, de longs cils vibratiles. Les cellules renflées, en forme de massue, que décrit R. PERRIER et qui, selon cet auteur, annoncent la vacuole apicale des Monotocardes résultent peut-être d'artefacts dûs à la fixation.

Nous avons vu que le carmin d'indigo des injections

physiologiques était éliminé par les deux reins de la Patelle. Il l'est aussi chez la Fissurelle, tandis que chez les Trochidés, le rein droit seul participe à cette élimination, le rein gauche étant un rein à carminate.

Examinons maintenant l'appareil rénal des Monotocardes.

Le rein de *Littorina obtusata* L. et de *Littorina littorea* L. forme une masse grise située entre le foie en arrière, le plafond de la cavité palléale en avant, le cœur à gauche, la glande génitale à droite. Le rein est globuleux et possède de nombreux trabécules internes. Il communique avec le péricarde et la glande néphridienne qui apparaît comme une glande blanche placée entre le péricarde et le rein.

Bien étudié par R. PERRIER l'épithélium rénal est simple. Les cellules de la base des trabécules sont prismatiques et glandulaires à grosse vacuole apicale pouvant renfermer des concrétions. Parmi les cellules du sommet des trabécules, les unes sont ciliées, les autres forment un intermédiaire entre les cellules ciliées et les cellules à vacuole. Mes observations me permettent d'apprécier un liseré strié sur les cellules glandulaires ou ciliées, indice d'une brosse, des grains de sécrétion intracytoplasmiques et des formes de transition entre les cellules ciliées et les cellules glandulaires de R. PERRIER. Je ne saurais mieux comparer l'aspect observé à celui que j'ai décrit au sommet des trabécules des reins de *Pecten*. Cellules ciliées et cellules glandulaires ont chez tous les Monotocardes, d'après CUÉNOT, une valeur physiologique différente; les premières éliminant le carmin d'ammoniaque et les secondes le carmin d'indigo des injections physiologiques alors que chez quelques Lamelli-branches, *Pecten* entre autres, toutes les cellules néphridiennes sont à la fois perméables à l'indigo-carmin et au

carmin d'ammoniaque. La sécrétion est pour PERRIER une sécrétion vésiculaire. En réalité deux modes de sécrétion sont réalisés, la dialyse et l'effraction par rupture des vacuoles. Les glandes néphridiennes sont revêtues d'un épithélium cilié à excrétion liquide. Elles élimineraient le carminate d'ammoniaque.

Le rein de *Cyclostoma elegans* Müller occupe une situation analogue à celui du type précédent. Il est dépourvu de glande néphridienne. L'épithélium rénal est simple contrairement à l'opinion de GARNAULT et conformément à celle de R. PERRIER. Il renferme les mêmes catégories de cellules que celui de *Littorina* avec les mêmes caractères et le même mode d'excrétion.

J'ai examiné des cellules rénales de *Turritella communis* Risso sur des coupes que M. le Professeur PÉREZ a bien voulu mettre à ma disposition. Là encore on retrouve les caractères structuraux que j'ai décrits chez les Monotocardes précédents. Les concrétions atteignent parfois des dimensions considérables. Les grains de sécrétion, que j'ai considérés chez les Pulmonés comme fournissant par leur dissolution la substance nécessaire à l'élaboration des concrétions, étaient sur ces coupes particulièrement appréciables.

Les cellules rénales de *Trivia artica*, Sol. var. *europæa* Montagu se montrent encore sous l'aspect que je viens de décrire. La vacuole des cellules glandulaires renferme soit des grains séparés, soit un magma, soit enfin une grosse concrétion semblable à celles que j'ai longuement étudiées chez les Pulmonés et s'éclairant comme elles entre nicols croisés. Le mode de formation des concrétions est identique à celui que j'ai reconnu chez les Pulmonés et les groupes qui en sont pourvus. Les modes d'excrétion ne diffèrent pas non plus de celui de l'Escargot.

Les Sténoglosses que j'ai examinés *Buccinum undatum* L., *Nassa reticulata* L., *Murex trunculus* L., *Ocenebra erinacerus* L., *Purpura lapillus* L., possèdent encore les mêmes variétés d'éléments cellulaires rénaux (Pl. IV, fig. 27 et 28) que les types déjà cités. Je n'en referai pas la description. On trouvera dans les mémoires de R. PERRIER et de CUÉNOT leur localisation respective. Notons simplement que les concrétions n'atteignent jamais des dimensions considérables et mentionnons la présence de quelques cellules muqueuses dans le rein.

Tous ces éléments rénaux possèdent un appareil chondriosomique que colore le bleu de méthylène des injections physiologiques au cours de son élimination rénale. Il est plus riche en chondriocontes chez les Diotocardes et en mitochondries chez les Monotocardes.

Nous rappellerons enfin que les néphridies ne sont pas les seuls organes excréteurs des Prosobranches. Les injections physiologiques de carminate d'ammoniaque montre l'existence de cellules conjonctives éliminant cette substance. Ces cellules, à granules jaunes donnant les réactions des bases puriques, sont surtout abondantes dans le manteau de Prosobranches. Nous avons vu dans l'historique que le produit d'excrétion pouvait, comme chez la Paludine, littéralement encombrer le tissu conjonctif et peut-être même contribuer à la mort de l'animal.

Concurremment aux corps puriques, les cellules conjonctives renferment souvent du calcaire qu'il est facile de mettre en évidence par la réaction de Kossa.

Chez *Cyclostoma* nous avons mentionné la glande à concrétions bien étudiée par MERCIER (1911-1913). M. le Professeur MERCIER a eu l'obligeance de mettre à ma disposition les préparations relatives à son étude de cet organe.

Les processus morphologiques de l'élaboration des grosses concrétions uriques rappellent ceux que j'ai décrits dans de nombreux reins clos ou ouverts de Mollusques. « Les premières ébauches apparaissent sous forme de petits globules qui sont situés dans une grande vacuole. Les centres primaires donnent des centres secondaires dont la composition est identique à celle des concrétions développées. » (MERCIER l. c.). J'ai pu observer des granules de sécrétion dans le cytoplasme. Les bacilles décrits dans les cellules à concrétions n'interviennent pas dans l'élaboration des concrétions. L'étude comparative montre d'ailleurs que la présence des bacilles n'est pas général. Ils ne peuvent donc être considérés comme présidant à l'élaboration de bases puriques.

Les cellules uriques sont souvent la proie des amibocytes.

La vérification d'une excrétion possible par les cellules péricardiques et par certaines cellules hépatiques et son étude seraient à reprendre. Du point de vue général où je me place elle n'apporterait pas de faits nouveaux, ces éléments appartenant à l'un ou l'autre des types cellulaires déjà décrits.

Conclusions. — L'épithélium rénal est partout simple. Les cellules rénales des Diotocardes, toutes semblables, sont des cellules qui rappellent beaucoup celles observées chez les Mollusques primitifs. L'excrétion a lieu par dialyse, il n'y a pas de rétention aqueuse et corrélativement pas de vacuole apicale. La cellule peut être encombrée de boules parfois cristallines dont le nombre et la taille augmentent avec l'âge de l'animal (Pl. IV, fig. 26) mais ces boules sont toujours multiples et situées en plein cytoplasme et non dans une vacuole. Ces inclusions sont de nature purique ou mélanique, suivant les espèces de Prosobranches. Les

cellules sont recouvertes d'une cuticule striée et parfois de cils vibratiles.

Les cellules rénales des Monotocardes se présentent sous divers aspects comme chez les Lamellibranches supérieurs. La cellule rénale à vacuole a la même structure que celle décrite chez certains Lamellibranches et chez les Pulmonés. Mes observations mettent en évidence des grains de sécrétion cytoplasmiques ressemblant à ceux que j'ai décrits dans les néphrocytes de l'Escargot et une fine brosse qui recouvre les cellules. Sur certaines cellules on peut remarquer la coexistence des cils vibratiles et d'une bordure en brosse (Pl IV, fig. 27). L'excrétion a lieu par dialyse pour une faible part et par effraction pour une grande.

Des cellules conjonctives à grains puriques éliminent le carminate d'ammoniaque, contrairement à la majeure partie des cellules rénales qui éliminent l'indigo-carmin. Chez le Cyclostome certaines cellules renferment de volumineuses concrétions uriques, dont le mode de formation est analogue à celui observé dans les cellules à concrétions de reins ouverts ou fermés des Mollusques qui les possèdent.

§ 4. — Opisthobranches.

SOMMAIRE. — Données antérieures. — Observations personnelles. — Conclusions.

Données antérieures. — L'appareil excréteur des Opisthobranches comprend : le rein en rapport avec le péricarde; des cellules conjonctives et des cellules hépatiques.

Les Opisthobranches forment deux groupes : les Tectibranches et les Nudibranches.

Le rein des Tectibranches rappelle celui des Prosobranches, d'après R. PERRIER (1889). Cet auteur trouve, en effet de nombreux points communs entre les observations de VAYSSIÈRE (1879-80) sur le rein des Bullidés et les siennes propres sur celui des Monotocardes. Le rein de l'Aplysie, pris comme type morphologique, a été bien étudié par CUNNINGHAM (1883) et par MAZZARELLI (1894).

Le rein des Nudibranches offre pour R. PERRIER quelque ressemblance avec le rein double du Chiton. Contrairement à cette opinion PELSENEER (1894), d'accord avec IHERING (1877) et les classiques, le rapproche de celui des Pulmonés. Le rein des Nudibranches, souvent très ramifié et extrêmement variable dans sa forme, a donné lieu à tout un chapitre du travail que HECHT (1896) consacra à ces animaux. Les monographies de VESSICHELLI (1906) et de BORN (1910) sur *Phyllirhoë* apportent quelques renseignements complémentaires.

Aux Opisthobranches sont rattachés les Ptéropodes dont le rein a été décrit dans une revue générale de MEISENHEIMER (1905).

On possède peu de données sur la nature chimique des produits d'excrétion des Opisthobranches. LACAZE-DUTHIERS (1859) dans ceux de *Pleurobranchus*, VAYSSIÈRE (1879) dans ceux de *Philine*, SULIMA (1913) dans ceux d'*Aplysia* trouvent de l'acide urique.

Les données histologiques sont plus nombreuses que les données chimiques. Les cellules rénales des Opisthobranches sont pour les classiques des cellules prismatiques dépourvues de cils ou de brosse creusées d'une ou plusieurs vacuoles apicales avec une ou plusieurs concrétions.

Les concrétions qui occupent la grosse vacuole termi-

nale des cellules du rein de l'Aplysie sont d'après CUNNINGHAM (1883) le plus souvent grosses et brunes, elles sont quelquefois petites et mélangées à des cristaux pyramidaux. Chez le même animal, MAZZARELLI (1893) décrit les concrétions comme jaunes dorées à l'état frais. Les cellules néphridiennes des Bullidés présentent également des vacuoles et des granulations jaunes et verdâtres. Chez *Philine* il existerait aussi des cristaux d'acide urique pur (VAYSSIÈRE (1879).

Les cellules rénales des Nudibranches sont mieux connues que celles des Tectibranches. Les travaux de IHERING (1877) sur *Tiethys*, de HECHT (1895 sur les Eolidiens, les Doridiens, les Elysiens, de BORN (1910) sur *Phyllirhoë* apportent une contribution précieuse à leur étude.

Tous les auteurs reconnaissent aux cellules rénales une ou plusieurs vacuoles apicales où se rencontrent le plus souvent une ou plusieurs concrétions.

Les cellules tapissent d'une couche uniforme les ramifications de la glande. Elles sont d'un seul genre et présentent un type assez constant dans tout le groupe.

Chez *Calma glaucoïdes* étudié par HECHT l'aspect de la cellule rénale avec sa vacuole apicale unique et sa grande concrétion intravacuolaire à couches concentriques et à structure finement radiée, rappelle celui d'une cellule rénale d'*Helix*.

Il est probable que les vacuoles multiples qui ont été souvent décrites dans des cellules rénales d'Opisthobranches précèdent l'apparition d'une vacuole unique qu'elles formeraient par confluence et fusionnement.

L'histophysiologie de l'excrétion a été établie par KOWALEVSKY, PELSENEER, HECHT, CUÉNOT, qui utilisèrent la méthode des injections physiologiques de matières colo-

rantes. Les cellules néphridiennes éliminent la fuchsine acide, le vert de méthyle, le carmin d'indigo des injections. La vacuole se charge seule des produits à excréter, comme le prouve sa vive coloration après les injections de colorants. L'élimination se fait très rapidement en quelques heures seulement.

Le rein n'est pas le seul organe excréteur. Si les glandes péricardiques ne paraissent pas être des glandes excrétrices (HECHT), le foie possède quelques cellules analogues aux cellules rénales et éliminant les mêmes substances qu'elles (HECHT, CUÉNOT). Le tissu conjonctif enfin renferme des cellules de Leydig excrétrices ; ce sont des cellules à carminate (HECHT, CUÉNOT). Cette triple excrétion par les cellules rénales, certaines cellules hépatiques et les cellules de Leydig du tissu conjonctif, et la similitude de structure de ces éléments et des éléments correspondants des Pulmonés sont une nouvelle preuve de la parenté qui existe entre les Pulmonés et les Opisthobranches et qui fait souvent réunir ces deux ordres en une seule sous-classe : celle des Euthyneures.

Observations personnelles. — Comme pour les Prosobranches je me contenterai de vérifier les observations de mes devanciers et de voir si les connaissances acquises sur les autres Mollusques s'appliquent à ce groupe, recherchant par exemple si les grains intracellulaires qui précèdent l'apparition des concrétions chez les Pulmonés n'existeraient pas également chez les Opisthobranches. Je ferai aussi la description de cellules rénales non encore étudiées dans quelques espèces.

Pour mettre en évidence le rein dont la dissection est dans bien des cas délicate, j'ai injecté du carmin d'indigo

qui en s'éliminant dessine admirablement l'organe. Dans tout le groupe l'épithélium rénal est simple.

Les cellules rénales des Tectibranches, *Philine aperta* L. et *Aphysia petalifera* Rang, ce que j'ai examinées d'une façon sommaire ont la constitution qui leur est classiquement reconnue. Je dois mentionner dans leur cytoplasme la présence de grains jaunâtres analogues à ceux qui furent décrits dans les néphrocytes des Hélicidés.

Le rein des Nudibranches, souvent ramifié, avait plus d'une fois passé inaperçu des anciens auteurs. Il en était ainsi pour celui de *Tritonia Hombergi*. Cuv.

Le genre *Tritonia* a donné lieu à une excellente description anatomique de J. ALDER et A. HANCOCK (1855) dans *A Monograph of the British nudibranchiate Mollusca*. L'organe rénal n'y est pas reconnu, mais sa présence est indiquée, disent ces auteurs, par l'orifice rénal qui est situé près et au-dessous de la région anale. Le rein est apparemment en connexion avec le foie comme le grand vaisseau qui part de la région antérieure du cœur et pénètre dans les viscères. Les injections de carmin d'indigo m'ont montré que le rein longe le rectum puis dessine sur la masse du foie et de la glande génitale deux rubans ramifiés, l'un à droite et l'autre à gauche.

Les cellules ressemblent aux cellules rénales de l'Escargot; le plus souvent une grosse vacuole occupe leur pôle apical et contient une volumineuse concrétion jaune formée de couches concentriques et d'aspect radié (Pl. II, fig. 10). Le cytoplasme de la partie basale des cellules renferme des grains jaunes ou ternes. Les injections de bleu de méthylène colorent un granula basal. Une très fine cuticule striée paraît recouvrir les cellules. L'excrétion des boules se fait par effraction.

Le tissu conjonctif est encombré de grosses cellules renfermant une masse jaune, arrondie, souvent à l'intérieur de vacuoles. Ces cellules fixent le carmin ammoniacal des injections physiologiques. Enfin certains éléments du foie éliminent le carmin d'indigo. Les cellules rénales, les cellules conjonctives et les cellules du foie de *Tethys leporina* L. ressemblent à celles de *Tritonia*.

Je dirai peu de choses de l'appareil urinaire des Eolidiens, des Doridiens et des Elysiens convenablement décrits par HECHT. Je mentionnerai simplement, d'après mes observations, la présence constante, dans le cytoplasme des cellules rénales, de grains jaunes ou ternes analogues à ceux des Pulmonés, et la coloration des mitochondries au cours des éliminations provoquées de bleu de méthylène.

La vacuole qui occupe les deux tiers supérieurs des néphrocytes d'*Eolidiella glauca* Alder et Hancock renferme le plus souvent quelques concrétions, celles des cellules rénales de *Tergipes despecta* Johnston contenaient chez des animaux examinés au mois d'août une boule unique assez grosse. Notons qu'une très fine bordure striée paraît recouvrir les cellules rénales d'*Eolidiella* dont les grains cytoplasmiques jaunes ou ternes sont par ailleurs bien visibles. (Pl. IV, fig. 29).

Les néphrocytes de *Doris tuberculata* L. et de *Doris johnstoni* Alder et Hancock renferment dans leur vacuole apicale le plus souvent plusieurs, rarement une seule, concrétions brun jaunâtre. Des grains jaunes ou ternes existent dans le cytoplasme de la partie basale de la cellule, une brosse mince en recouvre la partie apicale.

Chez *Elysia viridis* Mont. on rencontre fréquemment de petites concrétions dans une ou plusieurs vacuoles. Chez tous l'excrétion se fait par dialyse et par effraction, les

grosses concrétions lorsqu'elles existent étant toujours éliminées de cette dernière façon.

Je ne dirai rien des cellules excrétrices conjonctives à carminate d'ammoniaque et des cellules hépatiques à indigo carmin bien connues par les travaux d'HECHT et de CUÉNOT.

Conclusions. — En résumé, mes observations m'ont permis de décrire sommairement les néphrocytes des Tritoniens, de confirmer les données acquises par HECHT sur l'excrétion des Eolidiens, des Doridiens, des Elysiens, de montrer la présence de grains jaunes ou ternes intracytoplasmiques dans les cellules rénales de tous les Opisthobranches. Ces grains analogues à ceux rencontrés chez les Pulmonés doivent ici comme là, précéder l'apparition des concrétions intracellulaires. Le bleu de méthylène colore des granulations sans doute de nature mitochondriale au cours de son élimination rénale. Enfin j'ai révélé dans bien des cas la présence d'une très fine bordure en brosse sur les cellules rénales. Les éléments excréteurs des Opisthobranches rappellent donc par leur cytologie ceux des Pulmonés.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE COMPARATIVE ET GÉNÉRALE

CHAPITRE PREMIER

PROCESSUS D'ÉLABORATION

SOMMAIRE. — § 1. Intussusception. — § 2. Élaboration. — § 3. Caractères communs.

Le fonctionnement de la cellule rénale comporte trois temps : 1° L'intussusception des produits à excréter ; 2° Leur élaboration ; 3° Leur excrétion, l'accumulation intracellulaire étant considérée comme un mode d'excrétion.

Le premier chapitre de l'étude comparative et générale portera sur l'intussusception et l'élaboration des produits urinaires ; le second sur leur excrétion. Je m'efforcerai dans le premier de montrer les ressemblances des cellules rénales, dans le second d'expliquer leurs différences de structure.

§ 1. — Intussusception.

Toutes les cellules rénales ne sont pas perméables aux mêmes substances. Les injections de matières colorantes le

prouvent surabondamment. Depuis longtemps déjà les travaux de KOWALEVSKI, de SOLGER, de CUÉNOT ont montré qu'il existe des cellules excrétrices qui absorbent le carminate d'ammoniaque et d'autres l'indigo carmin des injections physiologiques; d'autres enfin sont perméables aux deux substances. Chez les Mollusques les néphridies éliminent plus spécialement l'indigo carmin, les néphrocytes clos et les glandes péricardiques, le carmin d'ammoniaque (CUÉNOT (1899). Les mêmes différences existent pour les corps constituant de l'urine et l'on assiste fréquemment à des dissociations physiologiques de l'élimination de différents constituants par des cellules différentes. L'eau n'est pas éliminée par les diverses cellules rénales avec la même intensité. En somme, toutes les cellules excrétrices n'intussusceptent pas les mêmes substances. On ne peut établir aucune corrélation entre la nature chimique des produits élaborés et la perméabilité vis-à-vis de l'indigo carmin ou du carminate d'ammoniaque.

J'ai discuté dans un travail antérieur les théories qui ont été proposées pour expliquer les processus de l'intussusception. La membrane lipoïde d'OVERTON, les plages alternativement lipoïdes ou non de NATHANSON, la théorie colloïdale de RUHLAND, le coefficient de dispersibilité de MOELLENDORFF, autant d'hypothèses dont quelques-unes sont invraisemblables et dont les autres n'ont pas été contrôlées. Rien ne permet de savoir pourquoi le pouvoir intussuscepteur varie d'une cellule rénale à l'autre. Tout ce que nous pouvons faire pour le moment c'est de constater le fait sans essayer de l'expliquer.

(1) Voir TURCHINI : *Arch. Morph. gén. et exp.*, 1922.

§ 2. — Elaboration.

SOMMAIRE. — Phénomènes nucléaires. — Phénomènes cytoplasmiques : activité chondriosomique; formation des boules, amorphes ou cristallines et des vacuoles.

L'intussusception est un phénomène invisible directement et inexplicable; les processus de l'élaboration dont la nature intime n'est pas mieux connue laissent au moins des traces morphologiques. Les modifications qu'il est possible d'observer dans une cellule glandulaire en activité sont de deux ordres : nucléaires et cytoplasmiques.

Phénomènes nucléaires. — Les modifications nucléaires sont bien connues dans les cellules glandulaires en activité ¹. PRENANT (1897), HOFFMANN (1902), MAZIARSKI (1904), GUIEYSSE (1907) entre autres ont décrit des variations de forme du noyau ayant pour résultat d'augmenter sa surface. HEIDENHAIN (1868), SCHMIDT (1882), LAUNOY (1903) ont vu, comme j'ai pu aussi le constater (1922), des changements de taille et de situation du noyau, marqués par un turgor et une antéropulsion nucléaire, dans les cellules glandulaires polarisées en pleine sécrétion. HEIDENHAIN (1868) a reconnu deux variétés de chromatine : une chromatine proprement dite, basichromatine, colorable en vert par la double coloration fuchsine acide, vert de méthyle par exemple; une chromatine différenciée, oxychromatine, colorable en rouge dans les mêmes conditions. HEIDENHAIN, SCHMIDT, REGAUD et POLICARD (1901), REGAUD (1902), MAZIARSKI (1910), etc., ont constaté une diminution de la chromatine proprement dite du noyau

(1) Voir MAZIARSKI : *Arch. f. Zellforsch.*, 1910, et TURCHINI : *Arch. anat. microsc.*, 1922.

dans les cellules sécrétant abondamment. Une foule d'auteurs ont assisté à la projection centrifuge des grains de chromatine qui se portent contre la membrane nucléaire. Cette projection et une certaine basophilie du protoplasme périnucléaire leur ont fait admettre un passage de la chromatine nucléaire dans le cytoplasme. Ce passage a parfois lieu à l'état figuré comme HENNEGUY (1896), PHISALIX-PICOT (1900), HOLMGREN (1900) et plus récemment BENOIT et COURRIER (1921) l'ont décrit, donnant soit des chromidies suivant GOLDSMITH et l'Ecole de Munich, soit des parasomes, corps paranucléaires ou corps nucléoïdes de NUSBAUM (1877), GAULE (1881), OGATA (1881), LAGUESSE (1899).

Le grand développement du nucléole plasmatique a été considéré comme un attribut essentiel des cellules glandulaires quelque soit d'ailleurs l'opinion qu'on se fasse de cette formation : masse de substance de réserve PFITZNER (1886), CARNOY et LEBRUN (1897), KORSCHOLT (1891), BAMBECKE (1895), SOBOTTA (1895), etc., de rebut (HECKER (1892), CARLIER (1907) ou éléments des plus actifs dans la sécrétion. (MONTGOMERY (1899), LAGUESSE (1899), VIGIER (1900), RHODE (1903), FERRATA (1906), MAZIARSKI (1910), MURISIER (1921).

Beaucoup de ces phénomènes s'observent dans les cellules rénales des Mollusques et des autres groupes d'animaux.

Je rappellerai les déformations du noyau constatées dans le corps spongieux des Céphalopodes et ailleurs, déformations qui augmentent la surface du noyau et facilitent incontestablement les échanges nucléo-plasmiques.

Dans maints épithéliums rénaux le turgor nucléaire est aussi très appréciable par comparaison entre les cellules glandulaires et les cellules voisines de revêtement. L'anté-

ropulsion ne peut être constatée que dans les cellules polarisées à excrétion liquide suffisante. Dans les cellules non polarisées l'élément fonctionne dans tous les sens et le noyau reste central. Dans les cellules polarisées contenant des produits de sécrétion solides le noyau est rejeté à la base par ces produits. Il l'est encore par les vacuoles terminales lorsqu'elles existent comme dans le corps de Bojanus des Pulmonés. La diminution de la chromatécité, la projection centrifuge de la chromatine sont fréquentes, mais je n'ai pas vu de passage à l'état figuré de chromatine nucléaire dans le cytoplasme. Je n'ai pas décelé de Nebenerne, même dans les organes comme le cœur branchial de la Seiche où ces formations furent signalées (MARCEAU (1905)). Le nucléole plasmatique est partout et toujours bien développé.

Mais tous ces caractères n'appartiennent pas en propre à la cellule rénale : ce sont des caractères généraux de cellules glandulaires; il y a plus, beaucoup sont même des caractères de toute cellule dépensant de l'énergie quelle que soit d'ailleurs l'utilisation de cette énergie. Je rappellerai que dans les cellules en coin ciliées, de l'uretère de l'Escargot par exemple, j'ai constaté un turgor nucléaire appréciable, une modification du rapport nucléoplasmique due à l'augmentation de volume du noyau, et enfin une augmentation de la basophilie du cytoplasme résultant sans doute d'une sécrétion nucléaire en rapport avec le mouvement. Le mouvement absorbe de l'énergie et cette énergie est vraisemblablement fournie par une activité nucléaire traduite par l'aspect que je viens d'indiquer.

Il m'est donc impossible de parler de spécificité morphologique des modifications nucléaires observées. Il n'en est pas de même des modifications cytoplasmiques.

Phénomènes cytoplasmiques. — Parmi ces modifications il en est qui sont, comme celle du chondriome, communes à toutes les cellules rénales, il en est d'autres propres à quelques-unes d'entre elles comme celles qui aboutissent à la formation des boules amorphes ou cristallines et des vacuoles. J'étudierai le chondriome d'abord, les boules et les vacuoles ensuite.

Le chondriome n'a pas été décrit dans le rein des Mollusques sauf par FERNAU qui signale des plastosomes dans le rein de *Pinna*. Les bâtonnets de GROBBEN du corps spongieux des Céphalopodes qui ressemblent aux bâtonnets de HEIDENHAIN n'ont pas été identifiés à des chondriocontes et leur existence même n'a pas été confirmée (MAYER et RATHERY). Dans les autres reins à sécrétion liquide, il n'est pas fait mention de chondriome. Dans les reins à sécrétion solide plus encore que dans ceux du type précédent, l'existence du chondriome a été niée. Les auteurs comme KRAHELSKA qui pourtant firent chez les Hélicidés de la cytologie fine n'ont rencontré aucune différenciation ergas-toplasmique dans les cellules rénales.

Si l'on observe avec attention les dessins de différents organes rénaux des Mollusques, on constate que les auteurs (CUÉNOT, MARCEAU, KRAHELSKA) ont figuré des filaments ou des grains dont la morphologie rappelle celle des éléments chondriosomiques.

Les techniques mitochondriales me montrèrent qu'il s'agissait bien là de chondriome. Ce chondriome se présente sous deux aspects. Dans les cellules à excrétion liquide externe il offre de grandes analogies avec celui des cellules rénales des Vertébrés; il est formé de chondriocontes perpendiculaires à la basale et dont l'extrémité apicale s'égrène en mitochondries. A côté des chondriocontes, existent par-

fois des tonofibrilles comme MISLAWSKY (1913) l'a montré chez les Vertébrés. Dans les cellules à excrétion solide interne ou externe et dans les cellules à excrétion liquide interne, les chondriocentes sont plus courts, à peine allongés. Ils n'ont plus une disposition régulière. Les mitochondries nombreuses sont réparties sans ordre dans le cytoplasme.

Les grains qui dérivent du chondriome et dont j'étudierai la nature et la destinée se forment à la manière habituelle des élaborations chondriosomiques, la plupart du temps au sein d'une mitochondrie vésiculeuse. Ces phénomènes d'élaboration ont été mis en évidence dans une foule d'objets. Ils sont à l'heure actuelle bien connus et ne méritent pas de retenir notre attention. Quant à savoir si, après l'élaboration des grains, les éléments chondriosomiques reviennent à une forme de repos (EMBERGER NOËL), ou s'il existe deux formes de chondriosomes, les chondriosomes végétatifs et les chondriosomes élaborateurs (GUILLERMOND, EMBERGER, MANGENOT), ce sont là des questions que mes observations ne me permettraient pas de discuter.

Je ne discuterai pas davantage la valeur du chondriome. Le chondriome est-il un constituant morphologique essentiel de toute cellule, ainsi que l'admettent ALTMANN, BENDA, MEVES, GUILLIERMOND, etc... peut-il former à certain moment une phase continue avec le cytoplasme comme le montre FAURÉ-FRÉMIET dans l'œuf de *Sabellaria* (1920) ce qui expliquerait qu'il puisse devenir indécélable; sa nature chimique est-elle particulière et peut-on considérer avec FAURÉ-FRÉMIET, MAYER et SCHOEFFER (1809), REGAUD (1909), POLICARD (1910) la mitochondrie comme constituée d'un albuminoïde auquel serait associé un acide gras non saturé; est-elle un ferment figuré, existe-t-il des variétés physico-

chimiques de mitochondries en rapport avec les divers produits de sécrétion élaborés à leur niveau? Est-elle un élément élaborateur comme l'immense majorité des histologistes l'admettent, est-ce au contraire la première forme visible d'un grain de sécrétion élaboré par la masse fluide cytoplasmique elle-même, et le chondriome souvent différent d'aspect du grain élaboré n'est-il pas simplement l'expression des réactions qui se produisent à ce niveau? Autant de questions mille fois discutées que je laisserai pour la plupart, de côté.

Sans vouloir entrer dans les interprétations, je puis affirmer que maintes élaborations ont lieu au niveau du chondriome. Les réactions tinctoriales spécifiques du chondriome me font supposer que tous les chondriosomes possèdent un certain nombre de caractères communs, mais les élaborations pouvant être de natures diverses, la logique me porte à croire que suivant les cas quelques caractères du chondriome doivent différer. Dans une même cellule, c'est-à-dire dans un même milieu, croire à des organites comme les mitochondries qui seraient susceptibles d'élaborer tantôt des albuminoïdes, tantôt des graisses, ou tout autre substance, et qui auraient la même nature, serait un non sens. Aussi est-il naturel d'admettre des variétés d'éléments chondriosomiques si on attribue au chondriome un rôle actif. Mes recherches me montrent qu'effectivement les chondriosomes du rein dans toute la série animale paraissent avoir une propriété particulière.

Tous les auteurs s'accordent à reconnaître qu'il est difficile de colorer vitalement le chondriome et beaucoup croient même que la coloration vitale du chondriome ne commence à se produire que lorsque le chondriome s'altère, c'est-à-dire qu'elle n'est plus à proprement parler vitale.

Or des recherches antérieures sur les reins des Batraciens et des Mammifères et mes recherches actuelles sur le rein des Mollusques me montrèrent que le bleu de méthylène, colorant vital, après injection physiologique, s'éliminait par les cellules rénales en colorant au passage le chondriome de ces éléments (Pl. II fig. 13). Ces recherches ont été confirmées pour les organes rénaux les plus divers. FRANKENBERGER (1921) dans le mésonéphros du porc, VERNE (1922) dans le rein des Lophobranches, POISSON (observations encore inédites) dans les tubes de Malpighi des Hémiptères, en suivant ma technique, ont obtenu des résultats analogues aux miens. J'ai étendu ces résultats à d'autres groupes: à des Vers, à des Vermidiens, à des Crustacés. Ils paraissent donc très généraux. La propriété de se colorer par le bleu de méthylène n'appartient pas à tous les chondriosomes. Elle est propre à celui du rein et à celui de quelques autres organes. On pourrait, il est vrai, penser que le bleu colore le chondriome des seuls éléments qu'il pénètre; mais comme, dans beaucoup de cellules où se produit une pénétration de bleu attestée par la coloration d'enclaves intracellulaires, le chondriome n'est pas coloré, la supposition précédente est inadmissible.

Si l'on se rappelle que le bleu de méthylène circule dans l'organisme à l'état de dérivé incolore et qu'il ne reprend sa couleur primitive qu'après une oxydation, il est possible d'admettre une oxydation au niveau du chondriome rénal, oxydation que la chimie réclame d'ailleurs pour la synthèse des corps puriques.

Les réactions des oxydases sur coupes à la congélation ne donne pas de résultats. Ces réactions ne sont pas spécifiques de toutes les oxydations et l'épreuve négative ne peut infirmer ma manière de voir. J'ai essayé de réaliser la réaction

des oxydases *in vivo* en injectant séparément dans l'organisme une solution de naphтол α et une autre de paraphylènediamine. Je n'ai pas obtenu d'effet appréciable.

Bien que les réactions des peroxydases ne permettent pas d'affirmer une oxydation certaine (M. PRENANT) je les ai pratiquées d'ailleurs sans résultat.

En résumé, le chondriome rénal, au niveau duquel s'oxyde le leucodérivé du bleu de méthylène, paraît avoir une certaine spécificité comme la logique le réclame. Il est un constituant essentiel des néphrocytes.

Le chondriome paraît élaborer de nombreux grains.

La nature chimique des inclusions rencontrées dans les cellules rénales est très variée. Aucune étude chimique d'ensemble de ces inclusions ne peut être entreprise pour le moment, le métabolisme des êtres inférieurs étant insuffisamment connu.

On sait cependant que les substances urinaires spécifiques dérivent les unes des nucléoprotéides, les autres des matières protéiques.

La dislocation des nucléoprotéides peut être complète ou incomplète; dans le premier cas aucun corps du groupe de la purine ne se trouve à l'état figuré dans les cellules rénales closes ou à excrétion externe (Mammifères); dans le second des boules puriques se forment dans le cytoplasme (nombreux Invertébrés).

La dislocation des protéiques est également, soit complète, soit incomplète; dans le premier cas, il y a formation d'urée et élimination de cette substance à l'état soluble. Dans le second, il peut y avoir concurremment à la formation de l'urée, fonction qui est très générale (FOSSE), formation de polypeptides qui par oxydation sont susceptibles

de donner des mélanines (nombreux Invertébrés et même Vertébrés : Batraciens par exemple).

Chez les Mollusques, la dislocation des nucléoprotéïdes est incomplète puisqu'on rencontre des corps figurés puriques dans les néphrocytes, celle des protéïques peut être insuffisante puisque nous avons observé de la mélanine dans les néphrocytes de certains d'entre eux. La substance purique se combine à d'autres substances. Elle forme des granulations intracellulaires. Quelle est la destinée des grains puriques ? Tantôt ils sont dissous et éliminés à l'état soluble. Tantôt ils grossissent dans les cellules qu'ils finissent par encombrer presque complètement chez l'animal âgé (Pl. IV, fig. 26). D'autres fois enfin ils sont plus ou moins solubilisés et leur substance se reconcentre et donne une boule unique cristalline ou non. Il en est ainsi dans les cellules à rétention aqueuse closes ou à excrétion solide externe. Le mécanisme de la formation des boules et des concrétions uniques est très général. Il mérite d'être exposé.

Mes recherches me permettent de distinguer trois temps dans l'élaboration de ces boules ou concrétions chez les Mollusques. Ces temps correspondent : le premier à une période de dissémination. Les grains sont disséminés dans le cytoplasme.

Le deuxième temps à une période de rassemblement. La substance des grains se concentre en un point de la cellule, soit que les grains se rassemblent et forment un magma (cœur branchial du Poulpe), soit que la substance dissoute des grains puriques se concentre en une vacuole (Corps de Bojanus de l'Escargot).

Le troisième temps, à une période d'élaboration. Aux dépens de l'amas plus ou moins liquéfié ou de la substance purique soluble, naît une boule souvent cristalline.

Au cours de l'élaboration, ces trois temps s'observent concurremment, de nombreux grains étant formés alors que la substance des anciens contribue à accroître la boule ou la concrétion.

Les grains puriques sont constitués d'une substance chimiquement moins pure que les boules et surtout que les concrétions.

On peut donc supposer comme je l'ai fait que la boule unique s'est formée aux dépens de la substance de grains qu'une dissolution plus ou moins complète a permis de séparer du substratum auquel elle était liée et a rendu plus pure. J'ai pu mettre en évidence ce fait par la méthode des injections physiologiques de matières colorantes. La couleur se portait sur les grains et ne parvenait à teindre les boules que lorsque la substance de ces grains colorés était venue accroître ces derniers (cœur branchial du Poulpe) (Pl. I, fig. 6 et 7).

Les boules ou les concrétions se forment autour des granules un peu comme un cristal de sel se dépose autour d'un tuteur au sein d'une eau-mère (Corps de Bojanus de *Mya* et d'*Helix* (Pl. IV, fig. 31). Parfois, plusieurs centres de formation distincts se réunissent et s'entourent de dépôt commun. On a alors les concrétions à centres multiples (mêmes exemples).

Le passage par la forme granuleuse de la substance qui donne les concrétions est peut être inutile. Une partie de la substance des concrétions pourrait leur arriver à l'état dissous. Peut-être en est-il ainsi chaque fois qu'il n'y a pas élaboration, c'est-à dire modification chimique au niveau de la cellule. Comme, dans toutes les cellules à boules ou à concrétions que j'ai examinées, les grains existaient toujours, il est difficile de savoir si cette hypothèse logique en

soi est réalisée. J'avais essayé d'injecter une solution d'acide urique dans le pied de l'Escargot pour apprécier si, sans augmentation du nombre des grains, les concrétions grossiraient. Malheureusement mes expériences n'aboutirent à aucun résultat.

Les bactéries observées dans la glande à concrétions du Cyclostome (MERCIER) ne paraissent jouer aucun rôle dans l'élaboration des concrétions puisqu'elles n'existent pas dans l'immense majorité des cellules où s'élaborent de semblables inclusions.

Comment apparaît le liquide qui entoure presque toujours les grosses boules ou les concrétions ? Il apparaît quelquefois à l'état de petites vacuoles. Les petites vacuoles confluent ensuite pour donner une vacuole plus grande occupant fréquemment chez les Mollusques les plus évolués (Lamellibranches supérieurs, Monotocardes, Opisthobranches, Pulmonés) tout le pôle apical des éléments cellulaires (Pl. II, fig. 10, 13, 14, 15. Pl. III, fig. 21. Pl. IV, fig. 23, 30 et fig. 13 p. et 15 p.).

Il est possible d'augmenter cette accumulation aqueuse par des injections d'eau intratissulaire (Pl. II, fig. 15).

§ 3. — Caractères communs.

De cet ensemble de faits, tâchons de dégager quelques caractères propres aux cellules rénales. Les inclusions urinaires n'appartenant pas aux néphrocytes de tous les animaux devront être éliminées. Les modifications nucléaires et cytoplasmiques communes à toutes les cellulaires glandulaires devront être écartées. Reste la nature des produits

excrétés qui justement a été le caractère essentiel de ma définition du néphrocyte et encore nous avons vu combien devait être large ce concept chimique. Reste aussi la propriété peut être un peu particulière du chondriome rénal, au niveau duquel a lieu une oxydation révélée par le retour à l'état coloré du dérivé incolore du bleu de méthylène, mais cette propriété n'est pas encore rigoureusement spécifique puisque COLLIN dans la rétine, SLOBOZIANO et moi-même dans les cellules cartilagineuses avons coloré le chondriome de la même façon.

La recherche des caractères essentiels d'une cellule spécialisée, c'est-à-dire celle d'un minimum de structure particulier correspondant à l'accomplissement d'une fonction donnée, reste la plupart du temps stérile lorsqu'il s'agit de cellules, comme les néphrocytes, intimement liées au métabolisme variable suivant les êtres.

CHAPITRE II

PROCESSUS D'EXCRETION

SOMMAIRE. — § 1. Néphrocytes clos. — § 2. Néphrocytes à excrétion externes. — § 3. Brosse et bordure ciliées. — § 4. Déterminisme du mode d'excrétion et retentissement de ce mode sur la structure.

Les modes d'excrétion permettent, comme nous l'avons vu dans l'introduction de ce travail, de distinguer plusieurs variétés de cellules rénales. Les produits urinaires sont excrétés à l'état solide ou liquide par des cellules situées au sein même des tissus ou en rapport avec le milieu extérieur. L'excrétion solide peut être remplacée par l'accumulation.

J'aurai donc à étudier l'excrétion interne qui est le fait des néphrocytes clos et l'excrétion externe qui s'effectue plus spécialement au niveau des reins, ayant à envisager dans l'un et l'autre de ces cas l'excrétion de l'urine à l'état solide ou à l'état dissous.

§ 1. — Néphocytes clos.

SOMMAIRE. — Néphrocytes accumulateurs. — Néphrocytes à excrétion interne solide et excrétion leucocytaire. — Néphrocytes à excrétion interne liquide.

Les néphrocytes clos sont très fréquents chez les Invertébrés. La méthode des injections de carmin ammoniacal

a permis par exemple à CUÉNOT (1899) chez les Mollusques à BRUNTZ (1903) chez les Arthropodes de localiser un grand nombre de cellules excrétrices closes. Chez les Vertébrés (1), ROBERT (1891) COUSIN (1898) RIBBERT (1904) CUÉNOT et MERCIER (1908) SPILLMANN et BRUNTZ (1909) ont signalé des éléments analogues.

Ces cellules sont-elles rénales au sens précis que j'ai donné à ce mot, c'est-à-dire débarrassent-elles l'organisme des déchets azotés qui résultent du métabolisme des tissus? Il ne sera permis de l'affirmer que lorsque ces déchets auront été dans tous les cas reconnus chimiquement. Une étude générale des reins clos serait à entreprendre.

Chez les Mollusques je puis affirmer la nature purique des produits d'excrétion décelés dans nombre de cellules à carminate et parler par conséquent avec sûreté de néphrocytes clos. Ces néphrocytes peuvent donner lieu à une excrétion solide ou liquide des produits urinaires. Dans la première alternative, l'excrétion peut être intracellulaire, et l'on a la cellule rénale d'accumulation, ou extracellulaire, les corps figurés étant rejetés dans le milieu intérieur où ils sont repris par des phagocytes. Dans la seconde, les corps urinaires repassent à l'état dissous dans l'organisme.

L'accumulation a été étudiée plus spécialement par MERCIER (1911 et 1913) dans la glande à concrétions du Cyclostome et par moi-même dans le cœur branchial du Poulpe. Les processus histologiques de cette accumulation ont été décrits dans le chapitre consacré au processus d'élaboration. Je n'y reviendrai pas.

L'excrétion par rejet des substances urinaires solides à

(1) Voir TURCHINI : *Arch. Morph. gén. et exp.*, 1922.

l'intérieur de l'organisme se rencontre assez souvent chez les Invertébrés. Les produits ainsi excrétés sont repris par des phagocytes fixes ou plus fréquemment mobiles. Dans ce cas, ce sont des leucocytes dont quelques-uns, après une odyssée variable finissent par quitter l'organisme. L'excrétion leucocytaire est fréquente. Presque exclusive chez les Echinodermes et plus particulièrement chez les Astéries, elle a été mise en évidence chez les Oligochètes (CUÉNOT 1887); les Polychètes (PAGE 1906); les Géphyriens (LADREYT 1918). Elle existe ainsi que nous l'avons vu chez les Mollusques. Elle a même été observée chez quelques Vertébrés comme les Poissons Téléostéens (AUDIGÉ 1910).

Mais ce mode d'excrétion est, comme CUÉNOT le fait déjà remarquer, un mode d'excrétion bâtard.

L'élimination des leucocytes qui tantôt traversent des épithéliums de revêtement, tantôt tombent dans des pavillons de néphridies n'est qu'une aventure, pourrait-on dire avec PRENANT, une aventure heureuse, ajouterons-nous. Beaucoup de leucocytes se fixent dans les tissus et les produits de déchets encombrant de plus en plus l'organisme, contribuant certainement, avec ceux élaborés par les cellules fixes, à la mort de l'individu, chez certains animaux comme l'Oursin, l'Holothurie et la Paludine. D'autres fois des cellules d'organes phagocytaires ou d'autres leucocytes s'emparent de ces leucocytes chargés d'enclaves lorsqu'ils viennent à dégénérer. Chez les Mollusques, le meilleur exemple de cellules à excrétion interne solide avec phagocytose leucocytaire nous a été fourni par les glandes péricardiques des Lamellibranches. Ainsi que CUÉNOT l'avait vu et comme je l'ai vérifié, les produits urinaires excrétés par ces glandes lorsqu'elles n'ont pas de conduit excréteur sont repris par les leucocytes qui, après un trajet plus ou moins

long, traversent les épithéliums des palpes, du manteau et des branchies pour tomber dans l'eau ambiante.

L'issue des leucocytes n'est pas localisée aux seuls organes au niveau desquels de BRUYNE (1895) et CUÉNOT (1899) l'ont décrite. Elle peut se faire au niveau d'autres épithéliums, en général de tous ceux qu'aucune cuticule trop épaisse ne recouvre. Je l'ai observée au niveau de l'épithélium rénal.

Dans l'épithélium rénal les produits d'excrétion leucocytaire peuvent être incorporés à ceux des cellules rénales et éliminés avec eux. Le pouvoir phagocytaire des cellules rénales des Vertébrés avait été soutenu par SMALLWOOD (1908). S'il est douteux chez ces animaux, il paraît possible chez les Mollusques mais c'est plutôt là un accident comme l'excrétion leucocytaire elle-même, qu'un processus constant.

Comment devons-nous interpréter l'excrétion par les leucocytes? Elle doit être envisagée comme un cas particulier de l'élimination leucocytaire, car cette élimination existe même dans les formes où les leucocytes ne renferment pas de déchets urinaires. L'issue par diapédèse de leucocytes à travers divers épithéliums est un fait très général qui n'est pas limité aux Invertébrés. Les diapédèses leucocytaires à travers l'épithélium intestinal des Vertébrés, à travers l'épithélium sécréteur de la glande mammaire sont bien connues. On a donné de cette diapédèse des explications variables suivant les cas. Les ferments contenus dans les leucocytes sont indispensables à la digestion dans le cas de diapédèse intestinale et peut aussi mammaire. La diapédèse de leucocytes chargés de déchets urinaires est nécessaire aux Mollusques qui la présentent. Ces explications différentes et entachées de finalisme cadrent mal avec la généralité du phénomène.

et j'ai préféré leur substituer une explication purement physique.

J'ai pu influencer la diapédèse leucocytaire en faisant varier la constitution du milieu dans lequel vivaient des *Tapes*, la diapédèse est accentuée dans une eau mal aérée ou acidulée. Des conditions extérieures purement physiques, indépendantes de la quantité des produits à excréter, règlent donc l'importance de ce mode d'excrétion. L'excrétion leucocytaire apparaît bien comme contingente. Elle est surajoutée à l'élimination normale des leucocytes lorsque ces leucocytes ont été à même de phagocyter des corps urinaires antérieurement à leur issue.

Si nous cherchons maintenant pourquoi, tandis que certaines cellules accumulent presque indéfiniment les corps puriques sous forme de boules pigmentées comme dans le cas du cœur branchial du Poulpe de la glande à concrétions du Cyclostome (MERCIER) ou du corps cardiaque de quelques Annélides (ROMIEU), d'autres rejettent ces produits urinaires dans le milieu intérieur comme le corps globoïde des Echinodermes, les chloragogènes des Vers, les glandes péricardiques de Lamellibranches, peut-être devons-nous considérer ces dernières comme des cellules analogues à des cellules à excrétion externe, mais sécrétant dans des cavités dépourvues de conduits excréteurs. Les cellules à accumulation ne sont pas polarisées, les cellules à excrétion interne paraissent l'être.

En somme il n'existe pas de grandes différences entre les cellules polarisées, qu'elles excrètent dans un espace clos ou non; il y en a une plus grande entre ces dernières et les cellules closes non polarisées dont beaucoup accumulent les substances excrétées.

Un exemple de cellules rénales closes à sécrétion liquide

interne nous a été fourni par le cœur branchial des Céphalodes Décapodes. Le premier temps de l'élaboration des produits urinaires est le même chez les Octopodes et chez les Décapodes, mais tandis que chez les Octopodes les substances puriques s'accumulaient dans les cellules du cœur branchial sous forme de grosses boules pigmentées, cette accumulation n'avait pas lieu chez les Décapodes. La comparaison de la structure de l'appendice glandulaire annexé au cœur branchial des Octopodes et des Décapodes, m'avait permis de formuler une hypothèse qui rend compte des faits. Lorsque l'appendice du cœur branchial possède un pouvoir excréteur abondant de liquide comme chez les Décapodes, l'accumulation ne se produit pas au niveau du cœur branchial, le courant urinaire entraînant les produits élaborés par les cellules du cœur branchial. Lorsque l'appendice n'a pas un pouvoir excréteur comme chez les Octopodes, les produits formés dans les cellules du cœur branchial ne sont pas entraînés et l'accumulation a lieu. Je reviendrai sur cette question dans le paragraphe consacré au déterminisme de l'excrétion liquide ou solide.

§ 2. — Néphrocytes à excrétion externe.

SOMMAIRE. — Les divers modes d'excrétion. — L'excrétion solide. — L'accumulation et l'excrétion liquide. — Les constituants de la cellule à excrétion externe.

Si nous passons à l'étude de l'excrétion externe les mêmes cas se présentent que pour l'excrétion interne.

L'excrétion solide se rencontre chez les Lamellibranches supérieurs, les Monotocardes, les Opisthobranches et les Pulmonés.

Ce mécanisme d'excrétion n'est jamais absolument pur, une excrétion par dialyse très ralentie s'effectue concurremment à lui, la persistance d'une brosse très réduite le prouve (Pl. II, fig. 14).

L'excrétion solide la plus typique est celle des Pulmonés. Mais elle a les mêmes caractères chez tous ceux des Mollusques qui présentent ce mode d'excrétion.

Le résultat de cette excrétion est que les substances de l'urine sont rejetées à l'état solide par le pore urinaire. Il est facile de recueillir des amas de concrétions sortant par l'orifice rénal de l'Escargot à des intervalles assez éloignés. Ces concrétions quittent la cellule par effraction de la cuticule comme SCHNEIDER (1902) et comme PRENANT, BOUIN et MAILLARD (1904) l'admettent dans leur traité classique. Cependant d'autres modes d'excrétion ont été décrits. Parfois la cellule entière désagrégée s'élimine avec sa concrétion, réalisant une véritable excrétion holocrine, d'autres fois une vésicule contenant la concrétion se détache de la cellule et tombe dans la cavité du rein. Tous les modes d'excrétion peuvent être réalisés chez *Helix* suivant KRAHELSKA.

L'excrétion solide est un processus brutal. Elle s'accomplit comme elle peut aux dépens de l'intégrité de la cellule. Je dois ajouter que le mode d'excrétion le plus fréquent est la rupture de la cuticule sous la pression de la concrétion et surtout du liquide vacuolaire qui l'entoure. On pourrait dire que la cellule à excrétion solide est une cellule dont le pouvoir intussuscepteur persiste mais dont l'excrétion est plus ou moins bloquée. Quand le sac rénal s'ouvre directement au dehors les produits solides excrétés sont facilement expulsés. Lorsqu'ils ont à parcourir un long trajet, une sécrétion muqueuse abondante ou des mouvements de cils (urètre d'*Helix*. Pl. II, fig. 11 et 12) facilitent souvent leur

migration. Peut être ces modifications observées dans les conduits vecteurs (transformation muqueuse des cellules ou apparition d'une ciliation sur certains éléments épithéliaux plus saillants que les autres) a-t-elle été provoquée au cours de l'évolution des espèces par le passage de corps solides. Ce n'est évidemment là qu'une hypothèse morphogénétique

Quelle est la raison de cet arrêt du pouvoir excréteur de la cellule et corrélativement de l'accumulation? J'envisagerai ce problème dans le paragraphe consacré au déterminisme de l'excrétion solide ou liquide.

L'excrétion liquide pure des cellules ouvertes est la plus générale.

L'étude comparative de l'excrétion chez les Mollusques montre que l'excrétion abondante par dialyse exclut l'excrétion solide. Des grains peuvent grossir si les corps urinaires formés sont peu solubles, cas constamment réalisé dans le groupe qui nous intéresse. Ils s'accumulent et encombrant la cellule rénale des animaux âgés (Pl. IV, fig. 26) mais il n'y a pas rétention aqueuse et pas d'expulsion de produits solides par effraction de la cuticule. L'excrétion par dialyse avec accumulation plus ou moins abondante est réalisée dans le rein des Amphineures, des Céphalopodes, des Scaphopodes, des Lamellibranches inférieurs et des Diotocardes.

Avec ou sans accumulation suivant les groupes elle s'observe dans les cellules du conduit néphridien des Oligochètes, du tube de Malpighi des Insectes, Scorpionides, Aranéides et Myriapodes, des glandes antennaires des Cus-tacés, d'un segment du tube urinaire des Vertébrés. Les cellules qui l'effectuent se présentent sous l'aspect d'éléments prismatiques dont la moitié basale est occupée par des formations chondriosomiques, les bâtonnets de Heidenhain parallèles entre eux et au grand axe de la cellule,

et dont la moitié apicale est recouverte d'un appareil ciliaire : la bordure en brosse.

La morphologie comparée jointe à la chimie et à l'expérimentation fera comprendre le déterminisme de l'excrétion liquide ou solide dont la recherche a été l'un des objets de ce travail.

Les cellules à excrétion solide externe peuvent être considérées comme une déformation du type de cellule rénale à excrétion liquide. Mes recherches ont montré que, comme elles, elles possèdent une bordure en brosse et des bâtonnets basaux dont la disposition parallèle, il est vrai, n'est plus respectée.

Les bâtonnets basaux sont en rapport avec l'élaboration et ont été étudiés dans le chapitre premier de l'étude comparative et générale. La brosse est une formation en rapport avec l'excrétion, elle mérite d'être maintenant envisagée en même temps que les autres formations ciliaires.

§ 3. — Brosse et bordure ciliée.

SOMMAIRE. — Répartition des cellules ciliées chez les Mollusques. — Théorie sur la nature de la brosse. — Discussion.

Répartition des cellules ciliées chez les Mollusques. —

Le rein des Mollusques peut présenter trois sortes d'éléments ciliés :

1°. Des éléments ciliés, comme les cellules de la plupart des pavillons des néphridies, les cellules en coin du conduit urinaire des Pulmonés, les premières peu vibratiles et à petits corpuscules basaux, les secondes très vibratiles et à gros corpuscules basaux. Toutes ces cellules ne sont pas ou presque pas excrétrices. La dépense d'énergie qui est nécessaire

au fonctionnement des secondes provoque des modifications nucléaires appréciables, un trouble de la relation nucléoplasmique résultant de l'accroissement du noyau, une basophilie plus grande du cytoplasma traduisant une émission de chromatine nucléaire à l'état dissous;

2° Des éléments à bordure en brosse. Les poils de cette bordure sont très nets même en l'absence de toute sécrétion. Le développement de la bordure va de pair avec l'importance de la dialyse et m'a servi à l'apprécier. Importante dans le rein à excrétion liquide suffisante (Céphalopodes) elle est très réduite dans le rein à excrétion solide (Pulmonés);

3° Des éléments mixtes à bordures en brosse et à cils vibratiles comme dans le canal réno-péricardique du Poulpe, le rein de nombreux Lamellibranches et Prosobranches, cumulant alors deux fonctions, une fonction glandulaire et une fonction vibratile.

Théories sur la nature de la brosse. — La bordure traduit l'excrétion par dialyse. Ce fait est connu depuis longtemps. Il m'a permis avant toute autre considération d'apprécier l'excrétion liquide au niveau d'une cellule. La bordure est surtout bien développée chez les Mollusques dans les groupes où, comme chez les Céphalopodes, l'excrétion liquide seule a lieu au niveau des reins. Elle est insignifiante et presque inexistante dans ceux où l'excrétion urinaire se fait à l'état solide par effraction à travers la membrane cellulaire (nombreux Lamellibranches et Gastéropodes). Il semble donc y avoir un rapport de cause à effet entre l'importance de la sécrétion par dialyse et le développement de la brosse. Cette dialyse détermine-t-elle la for-

mation de la brosse ou au contraire la dialyse est-elle possible parce que la brosse existe? La brosse est-elle une formation indépendante ou non de la dialyse? Ce problème ne peut être résolu que par la connaissance de la genèse, de la fixité et de la nature de la brosse. Les observations que j'ai faites chez les Mollusques apporteront quelques données nouvelles susceptibles d'être utilisées dans la solution de ce problème.

Avant de les rappeler il convient d'exposer les théories qui ont été soutenues sur la nature de la brosse et de faire connaître les arguments qui les défendent¹. Il est certain que la brosse est un appareil filtrant. La bordure en brosse paraît être un attribut constant de la cellule rénale à excrétion externe. Elle a été décrite dans les néphridies des Oligochètes MAZIARSKI (1903), PRENANT, BOUIN, MAILLARD (1904), les tubes de Malpighi des Insectes NUSSBAUM (1886), TORNIER (1886), LÉCAILLON (1900), VIGNON (1901), l'organe de Bojanus des Lamellibranches, TORNIER (1886), le corps spongieux des Céphalopodes GROBBEN (1883), le rein des Vertébrés. Elle se rencontre dans une foule d'autres éléments (cellules intestinales d'innombrables groupes d'animaux, glandes stomacales d'Amphibiens et de Reptiles, cellules bordantes de l'estomac des Mammifères, TORNIER (1886), certaines cellules de l'hépatopancréas des Mollusques FRENZEL (1886) et des Crustacés (1884-85), TORNIER (1886), GUIEYSSE (1904-05-06-07), couche syncytiale des villosités choriales du placenta, V. SPÉE (1889, 1896), KEIBEL (1889), PALADINO (1899), MARCHAND (1903), HAPPE (1906), HEIDENHAIN (1911), DIWANY (1919), BRANCA et LELIÈVRE (1922), face adhérente à l'os des ostéoclastes, KÖLLIKER (1889), VAN DER

(1) Voir PRENANT : *Journ. d'Anat. et de Physiol.*, 1913-19.

STRICHT (1892), PRENANT (1919), nombreuses cavités kystiques normales ou pathologiques; en un mot elle existe dans les cellules où se produit la filtration d'un liquide de sécrétion ou de résorption.

La bordure en brosse est interprétée de deux façons. Elle est envisagée soit comme un dérivé d'appareil ciliaire vibratile; soit comme déterminée mécaniquement par le passage du liquide à travers la cuticule d'une cellule. La première opinion a été surtout défendue par PRENANT (1913, 1919), la seconde par POLICARD (1910).

Les arguments en faveur de la première opinion sont de trois ordres:

1° Les bordures en brosse ne manquent d'aucun des organites constituant des appareils vibratiles : cils, corpuscules basaux et même racines ciliaires.

Les poils de la brosse ont été homologués à des cils de bordure vibratile devenus immobiles. Certains auteurs toutefois, au lieu d'homologuer la bordure en brosse à une bordure ciliée complète, la considèrent comme une bordure ciliée dont les cils terminaux font défaut. Seuls persistent les bâtonnets pédieux de ces cils. Cette disposition serait réalisée dans les cellules de la toile choroïdienne de *Petromyzon*, STUDNICKA (1889), l'épithélium intestinal du Lombric, l'épithélium de la toile choroïdienne d'une larve de Salamandre, GURWITCH (1900), les cœcums hépatiques d'*Asterina gibbosa* VIGNON (1901), l'intestin moyen de *Lagis Koreni* BRASIL (1904). Elle ne l'est plus dans la cellule intestinale du Lombric où, comme PRENANT l'a montré, la brosse continue manifestement l'appareil vibratile et en tient la place. D'ailleurs, que le poil de la brosse soit un cil complet ou incomplet, il n'en reste pas moins, dans cette conception, un cil.

Les corpuscules basaux ont pu être mis distinctement en évidence dans l'immense majorité des cellules à brosse. Ils sont toujours plus petits que les corpuscules des cils vibratiles, ainsi qu'il résulte d'observations de STUDNICKA (1899), de VIGNON (1901), de PRENANT (1904), de MAZIARSKI (1903), de BRASIL (1904). Ils paraissent en nombre égal à celui des poils de la brosse, NICOLAS (1891), DISSE (1892-93), SAUER (1895), RATHERY (1905), RETZIUS (1912) et sont considérés par les partisans de la théorie ciliaire comme homologues de ceux des cils vibratiles.

Dans quelques cas il a été possible de mettre en évidence sous la brosse des filaments cytoplasmiques qui paraissent être des racines ciliaires.

2° Les bordures en brosse peuvent donner naissance à des cils et inversement des cils peuvent fournir des brosses. Ces faits ont été observés surtout chez certains Protozoaires par FAURÉ FRÉMIET (1910). L'étude des Infusoires ciliés permet de penser, conclut cet auteur, que les cils vibratiles et les bâtonnets des brosses ne sont que des adaptations diverses d'une même formation filiforme.

3° Les bordures en brosse et les bordures vibratiles peuvent se remplacer mutuellement sur une certaine étendue d'une même cellule ou d'un même épithélium, ou dans les organes homologues d'une même série phylogénétique d'espèce.

Le premier cas est réalisé dans le tube segmentaire d'un Lombric où PRENANT (1913-19) a montré en deux points opposés l'un à l'autre de la face cavitaire de la cellule épithéliale du tube une touffe de très longs cils, tandis qu'une bordure en brosse de poils courts tapisse le reste de cette face. La ligne des gros corpuscules basaux des cils vibratiles

se continue par la ligne des petits corpuscules basaux des poils de la brosse. Des observations analogues ont été faites par SCHNEIDER (1902) dans les cellules rénales de *Nereis* et par MAZIARSKI (1903) dans celles de *Lumbricus*. BRASIL (1904) dans l'intestin de *Pectinaria* rapporte des faits de même ordre. Le second cas se présente dans l'épithélium tégumentaire de *Fissurella* où PRENANT (1913) constate le passage d'une bordure vibratile à une bordure en brosse et même à une bande homogène.

Un exemple du troisième cas est offert par la couronne des Rotifères où DE BEAUCHAMP (1909) a montré que la ciliation de la couronne évolue avec les espèces. Elle passe de l'état de ciliation homogène à des états ciliés plus compliqués suivant les groupes envisagés.

A la théorie ciliaire de la brosse s'oppose la théorie cuticulaire.

La bordure en brosse fut considérée comme une cuticule poreuse dans l'intestin moyen des Insectes par LEYDIG (1857) et par SCHIEMENZ (1883), dans le tube intestinal des Nématodes par LEUCKART (1876). Pour VIGNON (1901) les termes de cuticule perforée et de bordure en brosse sont parfaitement équivalents. REGAUD et POLICARD (1920-03), POLICARD et GARNIER (1906), puis POLICARD (1910) considèrent la bordure en brosse comme une cuticule striée.

La théorie cuticulaire de la brosse peut faire valoir les arguments suivants :

1° Les poils et les corpuscules basaux de la brosse ne peuvent être assimilés à des cils et à leurs corpuscules basaux. Ils ne possèdent d'ailleurs pas de racines.

Les poils de la brosse n'ont pas la fixité des cils. Leur apparition et leur disparition paraissent liées à des états fonctionnels (POLICARD, 1910).

Les corpuscules basaux ne peuvent être homologués à ceux des cils. Ils sont en effet en nombre inférieur à celui des poils de la brosse selon les observations de SAUER (1895) et de POLICARD (1908-1910). Pour cet auteur en outre les corpuscules basaux ne sont pas des grains, mais des tirets horizontaux d'une certaine longueur sur lesquels s'implantent plusieurs poils de la brosse.

De plus, suivant une opinion très répandue et défendue particulièrement par JOSEPH (1902-05), la présence des corpuscules basaux des bordures ciliées exclut celle d'un centrosome dans la cellule, le centrosome, suivant l'opinion classique de LÉNTHOSSEK et d'HENNEGUY, se transformant en corpuscules basaux. Or de très nombreux histologistes ont signalé et décrit un diplosome centro-corpusculaire dans des cellules à bordure en brosse. (DISSE 1893-1900-02), ZIMMERMAN (1898), M. HEIDENHAIN (1899), MEVES (1899), SjöBRING (1900), SCHNEIDER (1902), WIGERT et EKBERG (1903), GUIEYSSÉ PELLISSIER (1907), CHAMPY (1912). Les corpuscules basaux de la brosse ne pourront donc pas être assimilés aux corpuscules basaux des cils puisque le centrosome persiste dans le premier cas.

On ne peut enfin jamais mettre en évidence de racines ciliaires sous les bordures en brosse.

2° La brosse paraît avoir un grand lien de parenté avec les cuticules. Suivant l'activité de la dialyse à travers la membrane cellulaire, on peut observer tous les degrés de transition entre la cuticule homogène et la bordure en brosse.

Homogène quand l'excrétion n'a pas lieu, la cuticule apparaît striée lorsque se produit la dialyse.

La brosse doit donc être considérée comme « une membrane dialysante variable dont les variations de striation

expriment précisément à nos yeux, les modifications fonctionnelles que la cellule imprime périodiquement à cette cuticule (REGAUD et POLICARD 1903) « Considérée comme une substance colloïde située entre deux colloïdes, sa structure varie avec les variations des deux colloïdes avec lesquels elle est en rapport : cytoplasme et liquide canaliculaire (POLICARD 1908) »

3° Il est possible d'ajouter à ces arguments un argument tiré de l'anatomie comparée. Des groupes entiers, comme les Arthropodes, ne présentent jamais de cils vibratiles mais possèdent des bordures en brosse.

Telles sont les deux théories sur la bordure en brosse : théorie ciliaire et théorie cuticulaire. L'étude de cette formation, dans tout un groupe dont les variations du mécanisme de l'excrétion sont considérables, pourra peut-être, si elle ne peut trancher entre ces deux hypothèses, apporter tout au moins quelques arguments à la discussion.

Discussion. — Il convient pour cette étude de pratiquer toujours des examens de tissus frais parallèlement à l'examen de tissus fixés car certaines fixations provoquent une fragmentation de la cuticule ce qui peut en imposer pour une brosse, d'autres gonflent les poils de brosses qui prennent alors l'aspect d'une bordure homogène.

Au point de vue morphologique, tout d'abord il est incontestable que les bordures en brosse possèdent dans le rein des poils permanents et cela même lorsque la cellule n'excrète pas, comme c'est le cas, par exemple, pendant le sommeil hibernant des Hélicidés. Elle possède aussi des corpuscules basaux. Lorsqu'ils sont dénombrables, ils paraissent être en nombre égal à celui des poils de brosse, mais les corpuscules basaux sont plus petits que les corpuscules

centrosomiques des appareils ciliés vibratiles. Les racines ciliaires de la brosse ne paraissent pas exister.

Dans la triple coloration de Prenant, les cils vibratiles sont teints en rouge par l'éosine et les poils des brosses en vert par le vert lumière. GUIEYSSE l'avait déjà remarqué. Cette différence de coloration est très nettement accusée dans certains épithéliums comme, par exemple, celui de l'uretère d'*Helix* (Pl. II, fig. 11 et 12), dans lequel les deux sortes de cellules à cils et à brosse coexistent et doivent cependant être toutes les deux imprégnées du même liquide de sécrétion, l'une, parce qu'elle l'excrète, l'autre, parce qu'elle y baigne. Mieux encore, lorsqu'une même cellule comme celles que j'ai décrites dans le canal réno-péricardique du Poulpe (Pl. I, fig. 5) et dans les reins de nombreux Lamellibranches et Gastéropodes (Pl. II, fig. 8, Pl. III, fig. 22, Pl. IV, fig. 27) porte à la fois des cils et une brosse, les cils traversent la bordure en brosse en conservant leur coloration. Ces constatations paraissent bien devoir empêcher d'invoquer la substance dialysante à travers la brosse pour expliquer la différence de colorabilité qui la distingue des cils. Cils et brosse portés par une même cellule sont bien imprégnés d'un même liquide et cependant ils présentent des affinités tinctoriales spéciales. Il est donc probable que poils et cils doivent à leur propre nature de se colorer différemment.

Au point de vue du déterminisme de la bordure en brosse, il semble évident qu'elle n'est pas, dans le rein, sous la dépendance immédiate de la dialyse, car, pendant les arrêts de sécrétion, les poils de la brosse apparaissent avec plus de netteté que lors de l'excrétion. Cela tient sans doute à ce que, dans ce cas, la substance sécrétée ne masque plus les détails de la striation. Mais si la brosse ne paraît pas sous la dépendance immédiate de la sécrétion du liquide,

si elle paraît, dans le rein, avoir une certaine fixité qu'elle n'a pas toujours ailleurs, comme dans les ostéoclastes, elle semble, cependant, posséder dans les groupes où l'élimination se fait uniquement à l'état liquide, comme chez les Céphalopodes, un plus grand développement que chez les Pulmonés, par exemple, dont l'élimination se fait surtout à l'état solide. Le développement de la brosse paraît être en rapport avec l'importance de la dialyse et m'a constamment servi pour l'apprécier morphologiquement. Il faut qu'une cellule rénale change radicalement de fonction pour observer la disparition de la brosse. Il en est ainsi pour certains tubes de Malpighi du Dytique. Au moment de la fabrication du cocon, ces tubes passent au service de la sécrétion de la soie et leurs cellules perdent leur brosse (BERLESE). Il en est de même pour quelques éléments du rein de l'Epinoche, qui sont profondément modifiés et n'ont plus de brosse au moment des amours (COURRIER). Même phénomène dans les cultures de tissus où la cellule rénale différenciée perd sa brosse (CHAMPY). On peut donc considérer que la bordure en brosse, formation contingente et déterminée par des conditions physiques immédiates dans les ostéoclastes, a, dans des cellules hautement spécialisées comme les cellules rénales, fixé ses caractères. Une évolution analogue pourrait être retrouvée dans les bordures ciliées.

Peut-être pourrait-on envisager les bordures ciliées et les bordures en brosse, de la façon suivante. Sous différentes influences physiques, une cellule émet des expansions cytoplasmiques, intéressant le cytoplasme plus ou moins profondément. La partie périphérique du cytoplasme subit souvent une différenciation, elle devient exoplasme reconnaissable à sa coloration verte dans la triple coloration de Prenant. Au sommet de la cellule épithéliale, cet exoplasme

donne la cuticule, à la base, la partie épithéliale de la vitrée. On pourrait admettre que les expansions cytoplasmiques intéressant l'exoplasme donnent la brosse, tandis que les cils sont formés d'expansions cytoplasmiques issues de la masse du cytoplasme.

L'évolution ultérieure de ces expansions continuera à accentuer leur différence. Dans le cas des cils **vibratiles** le mouvement qui est l'attribut physiologique essentiel de la formation est accompagné d'une dépense d'énergie dont la traduction morphologique est, d'une part, une augmentation de l'activité nucléaire se traduisant par la modification du rapport nucléo-plasmique due à une augmentation de volume du noyau et une émission de la substance basophile nucléaire dans le cytoplasme, d'autre part, une importance plus considérable prise par le centrosome basal. La convergence des racines ciliaires reconnue dans bien des cas et, particulièrement, par les Américains chez des *Paramecies* sous le nom de neuromotorapparat, paraît assurer la synergie des mouvements. Lorsque les cils ne sont pas vibratiles, ils deviennent les longues mèches cytoplasmiques sans corpuscules basaux développés et sans racines. Aucune manifestation d'hyperactivité du noyau n'est observé dans les cellules qui les portent. Dans la bordure en brosse, les poils ne jouent qu'un rôle passif. Ils sont immobiles. Il n'y a pas consommation d'énergie. Aucune sécrétion nucléaire n'est décelable si la cellule n'est pas, par ailleurs, une cellule élaboratrice active.

En résumé, au lieu de considérer la bordure en brosse comme une formation dérivant nécessairement de la bordure ciliée, par suite de soudure des cils vibratiles, il est possible de la considérer comme une formation sœur de la bordure ciliée, mais non issue d'elle. La bordure est due à

des expansions cuticulaires, les cils à des expansions cytoplasmiques. Leur destinée les sépare encore, tandis que dans les cils vibratiles, la mobilité est le caractère développé, dans la brosse, c'est l'immobilité favorable à la filtration. Les deux formations, bien qu'ayant les mêmes caractères essentiels, ne sont pas homologues en ce sens qu'elles ne dérivent pas l'une de l'autre, mais elles sont analogues en ce sens qu'elles proviennent toutes deux d'une même formation, l'expansion protoplasmique filiforme, expansion cuticulaire dans le premier cas, cytoplasmique dans le second.

§ 4. — Déterminisme du mode d'excrétion et retentissement de ce mode sur la structure.

Déterminisme du mode d'excrétion. — Si, dans le cas d'excrétion solide, il y a accumulation, c'est, de toute logique, parce que les corps urinaires formés n'ont pas été redissous et que leur élimination à l'état liquide n'a pu avoir lieu. Or, deux facteurs interviennent dans la dissolution d'un corps : 1° son degré de solubilité dans un solvant; 2° la quantité de ce solvant.

Si nous regardons quelle est la nature des corps rencontrés dans les cellules, nous verrons que ces corps, toujours peu solubles dans le liquide urinaire, proviennent d'une dislocation incomplète des nucléoprotéides et des protéiques. L'article sur l'excrétion de Von FÜRTH (1903), dans le *Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere*, les revues de BURIAN et de STROHL, dans le *Handbuch der Vergleichende Physiologie* (1910-13-14), les faits connus chez les Vertébrés et mes observations personnelles, me per-

mettent de dire que le degré de solubilité dans l'eau des boules ou des concrétions est faible.

Chez les Mollusques, elles sont formées de substances du groupe de la purine, plus spécialement d'acide urique, ou d'urates, parfois de pigment mélanique. Les méthodes de recherches de la chimie biologique qui ont été appliquées à l'analyse des urines et des concrétions ne sont pas toujours exemptes de reproches, ainsi qu'on a pu s'en rendre compte dans la partie spéciale de ce travail et il serait désirable qu'une étude chimique comparée fut reprise avec des méthodes d'analyses plus sûres et plus précises. Pour le but que je poursuis, il me suffit de connaître le peu de solubilité des boules ou des concrétions dans l'urine. La fréquence des concrétions qui se forment dans l'urine chez les Chitons, les Céphalopodes et quelques Lamellibranches en est une preuve. Un premier point est donc acquis, le peu de solubilité dans le liquide urinaire des substances rencontrées chez les Mollusques et dans d'autres groupes sous forme de concrétions intra-cellulaires.

Mais la solubilité n'intervient pas seule. La quantité du solvant est le second facteur. Mes recherches comparatives vont me permettre de montrer que, dans les reins clos comme dans les reins ouverts, c'est la plus ou moins grande abondance du solvant, donc du liquide intracellulaire qui détermine l'accumulation, l'excrétion solide ou liquide. Je rechercherai ensuite les raisons qui modifient le courant liquide à travers une cellule ou provoquent sa rétention.

Dans les reins clos, j'ai montré l'influence du ralentissement du courant urinaire par l'étude du cœur branchial des Céphalopodes. Chez les Décapodes, les cellules de cet

organe élaborent des corps puriques mais ne les accumulent pas; chez les Octopodes, cette accumulation a lieu. Or, en comparant la structure de l'appendice du cœur branchial et celle de ce cœur, j'ai vu que, lorsque l'appendice a un pouvoir d'excrétion liquide considérable, et c'est le cas chez les Décapodes, les cellules cardiaques n'accumulent pas les corps puriques. Chez les Octopodes, au contraire, l'accumulation se produit alors que l'appendice est dépourvu de tout pouvoir d'élimination, comme l'atteste la disparition de la brosse et de tout caractère sécréteur de son épithélium. A l'absence de pouvoir excréteur au niveau de l'appendice, exutoire naturel du cœur branchial, correspond l'accumulation des corps puriques dans les cellules de cet organe. Et j'arrive ainsi à cette hypothèse, confirmée par l'étude des reins ouverts, que la suppression du courant urinaire, qui entraînait et éliminait par l'appendice les corps puriques formés dans le cœur, détermine l'accumulation compensatrice. L'accumulation intracellulaire dans les néphrocytes clos paraît surtout se produire lorsque les cellules ne sont pas polarisées. Lorsqu'elles le sont, par rapport à une cavité close, l'excrétion solide interne a lieu comme dans les glandes péricardiques des Lamellibranches.

Dans les cellules ouvertes, il paraît en être de même. Chaque fois que j'ai rencontré l'excrétion à l'état solide de boules ou de concrétions ou simplement une accumulation abondante, j'ai constaté la diminution du pouvoir excréteur liquide de la cellule. Un test morphologique m'a permis d'apprécier ce pouvoir; c'est comme dans le cas précédent, le développement de la brosse. Les cellules du corps spongieux des Céphalopodes possèdent une brosse de grande dimension. Les corps puriques intracellulaires formés sont de petite taille et l'excrétion a lieu uniquement par

dialyse aucune rupture de la brosse ne s'observe jamais. Si l'élimination aqueuse est lente, les grains intracellulaires peuvent grossir au point d'encombrer la cellule (*Fissurella*, Pl. IV, fig. 26). S'il y a rétention aqueuse, on a souvent alors les grosses concrétions et l'excrétion solide. Les cellules des Lamellibranches ou des Gastéropodes à élimination solide, ont une bordure en brosse presque inexistante et des vacuoles avec de grosses boules ou concrétions. Elles sont éliminées par un procédé brutal dont la rupture de la cuticule est le mode le plus fréquent.

Le développement de la brosse va de pair avec l'abondance de la dialyse. Elle n'explique pas l'activité de l'élimination du liquide ou sa rétention. Plusieurs cas doivent être envisagés et le même résultat peut être atteint de diverses façons. L'absorption du liquide peut être ralentie ou son excrétion bloquée.

Le ralentissement du courant qui traverse la cellule, l'intussusception de l'eau étant égale à son issue, est un facteur d'accumulation de substances urinaires. On peut concevoir que l'absorption du liquide soit faible dans deux cas, lorsque le liquide manque dans l'organisme ou lorsque d'autres cellules sont plus perméables au liquide que la cellule rénale. Le manque d'eau est réalisé, chez certains animaux, en état de repos saisonnier. Les déchets azotés continuent à être intussusceptés par la cellule et s'y accumulent, comme par exemple, chez l'Escargot recouvert de son épiphragme. Il en est également ainsi chez les Mammifères à sommeil hivernal, comme le Hérisson et la Marmotte dont les boules de sécrétion, d'une autre nature, il est vrai, se forment pendant le sommeil d'hiver et sont éliminées au réveil lors d'une crise urinaire (FERRATA, 1905). La perméabilité plus grande à l'eau d'autres cellules que les cel-

lules rénales, est un facteur qui intervient certainement chez les Mollusques dont l'excrétion aqueuse tégumentaire est grande. Chez certains Invertébrés l'excrétion aqueuse est surtout dévolue au coelome et chez les Vertébrés aux glomérules.

Le ralentissement du courant urinaire, par suite d'une excrétion bloquée, c'est-à-dire, en somme, lorsque la pénétration de l'eau dans les cellules est plus grande que son issue, provoque l'apparition des vacuoles et constitue un des facteurs de la formation des grosses boules et de l'excrétion solide.

La rétention de l'eau peut être réalisée expérimentalement. Je l'ai accrue en injectant de l'eau dans le pied d'*Helix*. On peut la faire apparaître dans les cellules à excrétion liquide : elle est alors de courte durée. Au cours d'hypersécrétion, j'ai souvent constaté des vacuoles sous-cuticulaires dans les cellules rénales les plus diverses. L'abondance de l'eau à éliminer n'est pas la seule cause de leur apparition. Tout facteur qui provoque, dans une cellule, une pénétration d'eau plus rapide que son issue, est un motif de rétention. VERNE (1922), l'a observé dans le rein des Lophobranches après des injections de caféine qui élevaient la pression sanguine. Mais aucune cristallisation ne se produisit dans ces vacuoles de durée éphémère, sauf dans le cas où des substances facilement cristallisables avaient été injectées. L'indigo carmin précipite ainsi très fréquemment, dans des vacuoles intra-cellulaires, sous forme de cristaux en oursin.

Dans les reins à excrétion liquide suffisante, les vacuoles sont accidentelles; dans les autres, elles sont constantes et sont un des déterminants de l'excrétion solide. La rétention aqueuse paraît être spécifique et augmenter chez les Mollus-

ques avec le degré de leur évolution. Les formes primitives ne la présentent pas, contrairement aux formes plus évoluées. Les Amphineurs, les Céphalopodes, les Lamellibranches à caractères archaïques, les Scaphopodes, les Diotocardes appartiennent au premier groupe; la plupart des Lamellibranches, les Monotocardes, les Opisthobranches, les Pulmonés au second.

Toutes ces causes peuvent agir concurremment. Il paraît en être ainsi chez l'Escargot, dont le sommeil hivernal est un facteur d'accumulation et dont la cuticule imperméable est un facteur de rétention.

Le déterminisme de l'accumulation, de l'excrétion liquide ou solide résulte donc comme le raisonnement m'avait porté à le supposer, de deux facteurs : le degré de solubilité du corps urinaire élaboré, et la modalité de l'élimination aqueuse. Ainsi s'expliquent les cas, en apparence si différents, mais qu'en réalité sépare seulement une simple question de degré. Leur peu de solubilité permet de comprendre la présence de corps urinaires solides, qu'ils soient élaborés directement ou qu'ils résultent de la confluence de corps antérieurement élaborés. Le peu de solubilité observée chez les Mollusques traduit une dislocation incomplète des déchets azotés. Le premier facteur joint à la rétention aqueuse qui provoque la rupture de la cuticule détermine l'excrétion solide.

Chez les Mammifères, la dislocation des déchets azotés est complète et l'excrétion aqueuse suffisante. Ces animaux réalisent le type le plus parfait d'excrétion urinaire.

Retentissement sur la structure. — Le courant liquide abondant qui traverse la cellule, ne tient pas seulement sous sa dépendance l'excrétion liquide. Il conditionne, jusqu'à

un certain point, la structure de la cellule. Il est logique de supposer, par comparaison avec les cellules où ce courant est faible, qu'il oriente les éléments existants et donne à la cellule à excrétion liquide externe son aspect particulier.

Nous avons vu, dans le chapitre consacré à l'élaboration, que, cellules glandulaires, les néphrocytes, en possèdent les attributs. Ils présentent un chondriome, un peu spécial, il est vrai, et des grains de sécrétion. Nous avons vu que, lorsque la cellule excrète par un seul pôle, elle acquiert une polarité structurale correspondant à la polarité fonctionnelle. Les chondriocentes occupent la base de la cellule et les produits de sécrétion le sommet. Nous avons vu que les parties supérieure et inférieure du cytoplasme de la cellule d'un épithélium rénal prennent les caractères spéciaux de cuticule et de basale, et que cette cuticule présente un appareil ciliaire qui en dérive : la bordure en brosse. Il nous reste à savoir comment ces éléments constitutifs de la cellule rénale vont se disposer dans les cellules à excrétion liquide ou à excrétion solide, c'est-à-dire, d'après ce qui a été dit précédemment, dans celles où le courant liquide est abondant et dans celles où il est réduit. Cette comparaison va nous permettre d'apprécier le rôle morphogénétique de ce courant.

Prenons une cellule à excrétion solide typique : celle d'un corps de Bojanus d'*Helix* (Pl. IV, fig. 3o), celle d'un rein de *Mya* ou d'une glande péricardique de *Tapes*. Le chondriome basal, dont j'ai montré l'existence, est polarisé, c'est-à-dire orienté pour une sécrétion vers le pôle apical, mais les chondriocentes assez courts ne sont pas parallèles entre eux. Le pôle apical est occupé, suivant les cas, par les boules, la ou les concrétions entourées ou non de liquide. La brosse que j'ai pu déceler est très réduite. Prenons main-

tenant une cellule à excrétion liquide comme celle du corps spongieux des Céphalopodes. Les chondriocotes basaux affectent la disposition de bâtonnets rigoureusement parallèles entre eux et perpendiculaires à la vitrée. Au pôle apical, quelques grains de sécrétion mais, dans les conditions normales de fonctionnement, jamais de vacuoles; la brosse est bien développée. Cette structure est réalisée, non seulement dans les corps spongieux, mais dans toutes les cellules rénales à excrétion externe liquide. Je l'ai mentionnée dans les cellules du conduit néphridien des Oligochètes, dans celles des tubes de Malpighi des Insectes, des glandes antennaires des Crustacés, dans un segment du tube urinaire des Vertébrés, etc. Il est remarquable que des cellules qui proviennent d'ébauches souvent très différentes présentent toutes la même structure, et cela parce que leur fonction est la même. L'aspect paraît donc être conditionné par leur fonction. Si nous comparons la structure des cellules à excrétion solide, c'est-à-dire celles dans lesquelles l'excrétion liquide est ralentie, aux cellules à excrétion liquide, c'est-à-dire celles où cette excrétion est abondante, nous verrons que les chondriocotes sont rigoureusement parallèles entre eux dans les secondes, tandis que grossièrement polarisés dans les premières. Je crois qu'il serait bien difficile d'admettre que ce n'est pas le courant liquide qui a donné au chondriome cette orientation si régulière. Ce courant me paraît donc être un de ces facteurs de l'aspect structural de la cellule. Cette opinion n'est d'ailleurs pas nouvelle. GROBBEN (1883-84) admet que les bâtonnets sont constitués par des granulations protoplasmiques alignées en files, la formation et l'orientation des bâtonnets étant déterminées par le courant d'excrétion qui traverse la cellule. Il ajoute que certaines régions de l'épithélium sont dépourvues de

bâtonnets et l'explique par le fait que l'élimination ne se produit pas dans toutes les parties du corps spongieux en même temps et avec la même intensité. Chez les Vertébrés, VAN DER STRICHT (1891), ROTHSTEIN (1891), SAUER (1895), ARNOLD (1902) soutiennent une opinion analogue et pensent que les bâtonnets sont dûs à des granules alignés en files. A l'heure actuelle, l'identification des bâtonnets à des chondriocentes est faite et le rôle de l'eau dans leur orientation ne paraît pas devoir être nié.

GROBBEN affirme que dans les régions inactives des corps spongieux, les bâtonnets n'existent pas. J'ai montré dans l'étude spéciale que cette observation me paraît inexacte. Si le courant aqueux me semble être la cause de l'orientation parallèle des bâtonnets, ce n'est cependant pas une cause agissante immédiate et les bâtonnets offrent une certaine fixité dans leur disposition. Cette fixité, non plus d'ailleurs que celle de la constitution de la cellule rénale et de beaucoup d'autres éléments glandulaires n'est absolue. Si la cellule rénale passe définitivement ou temporairement au service d'une autre fonction, elle perd ses attributs. Il en est ainsi comme nous l'avons vu pour certaines cellules rénales du Dytique qui deviennent cellules sécrétantes de la soie (BERLESE), pour les cellules de la partie distale du segment à bordure en brosse de l'Epinoche mâle au moment des amours et pour les cellules du segment suivant qui deviennent muqueuses au même moment (COURRIER) et peut être aussi pour les cellules de la glande hématique de certains Prosobranches. Je pourrais multiplier les exemples de néphrocytes ou de cellules glandulaires qui ont été phylogénétiquement ou ontogénétiquement adaptés à des fonctions différentes successives. Le fait qu'un néphrocyte adapté à une autre fonction perd ses caractères spécifiques n'im-

plique pas que les caractères perdus ne sont pas ceux de cellules rénales, pas plus que la disparition de ces mêmes caractères dans les cultures de tissus rénaux n'autoriserait à l'admettre.

Les constituants essentiels d'une cellule rénale à excrétion externe sont le chondriome basal, les grains de sécrétion, la brosse.

L'aspect général peut être modifié suivant le degré de solubilité des constituants de l'urine et les modalités de l'excrétion aqueuse, comme c'est souvent le cas chez les Mollusques où l'accumulation et la rétention réalisent l'excrétion solide si fréquente chez eux.

Un autre facteur peut changer l'aspect de la cellule. C'est le cumul de plusieurs fonctions par un même élément. J'en ai montré un exemple dans les cellules vibratiles et glandulaires du canal réno-péricardique du Poulpe et dans celles du rein de Lamellibranches et de Prosobranches.

La répartition d'une même fonction entre les éléments différents ou le cumul de plusieurs fonctions dans un même élément est une des raisons qui s'opposent à la création de types cellulaires absolus.

CONCLUSIONS

Résultats spéciaux. — Mon travail établit principalement :

1° Chez les Céphalopodes :

la corrélation fonctionnelle qui existe entre le cœur branchial et l'appendice du cœur branchial, le cœur branchial possédant ou non un pouvoir accumulateur suivant l'absence (Octopodes) ou la présence (Décapodes) d'un pouvoir excréteur de son appendice (Pl. I, fig. 1, 2, 3, 4);

les rapports anatomiques (fig. 8, p. 65), la structure histologique et le pouvoir excréteur du canal réno-péricardique du Poulpe. Les cellules de ce canal (Pl. I, fig. 5) sont recouvertes à la fois d'une bordure en brosse et de cils vibratiles; elles renferment des grains de sécrétion et éliminent le carmin ammoniacal des injections physiologiques ;

la nature purique des granules jaunes observés au pôle apical des cellules épithéliales des corps spongieux (fig. 10 et 12, p. 79), l'augmentation de ces granules avec l'âge de l'animal, leur diminution au cours des hypersecrétions provoquées, la présence de fibres musculaires striées avec membrane Z dans le tissu conjonctif des corps spongieux (Pl III, fig. 18);

2° Chez les Lamellibranches :

la diversité des corps urinaires observés dans les cellules rénales suivant les groupes; granules ou boules de corps

puriques variés (fig. 12, p. 105). La substance des granules ou des boules se renconcentre dans les formes les plus élevées de Lamellibranches en une boule unique, amorphe ou cristalline au sein d'une vacuole (Pl. IV, fig. 23), la boule étant alors expulsée par effraction de la cuticule cellulaire;

l'existence fréquente surtout au sommet des plissements rénaux de cellules glandulaires possédant à la fois une bordure en brosse et des cils vibratiles (Pl. II, fig. 8 et Pl. III, fig. 22);

la relation existant entre l'occlusion naturelle des glandes péricardiques ou la présence de néphrocytes clos à excrétion interne et l'excrétion des produits urinaires par des leucocytes. A la liste des épithéliums au niveau desquels la diapédèse leucocytaire a été observée, j'ajoute l'épithélium rénal (Pl. II, fig. 9 et Pl. III, fig. 21);

3° Chez les Gastéropodes :

l'existence de cellules glandulaires possédant à la fois une brosse et des cils vibratiles au sommet des plissements rénaux de nombreux Prosobranches (Pl. IV, fig. 27);

l'accumulation de granules puriques dans les cellules rénales de Diotocardes âgées (Pl. IV, fig. 26);

l'existence possible de pigment mélanique dans les néphrocytes de certains Gastéropodes;

la reconcentration, dans les formes les plus élevées de Gastéropodes (Monotocardes) (Pl. IV, fig. 28), Opisthobranches (Pl. II, fig. 10) et surtout Pulmonés (Pl. II, fig. 14 et 15; Pl. IV, fig. 30 et 31 et fig. 15 et 16, p. 131) de la substance purique en une boule unique amorphe ou cristalline au sein d'une vacuole et l'excrétion de cette boule par rupture de la cuticule cellulaire;

la présence d'une bordure en brosse dans les cellules à excrétion solide (Pl. II, fig. 14);

la valeur, chez les Pulmonés, des plages rénales de nature épithéliale et conjonctive où les éléments, soumis sans doute à une même influence locale, ont une fonction élaboratrice identique malgré leur origine différente;

le rôle excréteur des cellules à bâtonnets et à brosse de l'uretère des Pulmonés (Pl. II, fig. 11 et 12; Pl. IV, fig. 32);

la modification du rapport nucléoplasmique (Pl. II, fig. 11 et 12) due à l'augmentation de volume du noyau dans les cellules en coin et ciliées de cet uretère, leur importance dans l'expulsion des concrétions.

Résultats généraux. — Le fonctionnement d'une cellule rénale comporte trois temps : l'intussuception, l'élaboration, l'excrétion.

1° *Intussuception.* — Le mécanisme de l'intussuception n'a donné lieu qu'à des hypothèses. La distinction entre reins à carminate et reins à indigo indique plutôt une aptitude intussusceptrice particulière des cellules vis-à-vis de l'une ou de l'autre de ces substances colorantes que vis-à-vis de telle ou telle catégorie de déchets urinaires. Chez les Mollusques, l'indigo carmin est en général éliminé, conformément aux données classiques, par les néphridies et le carmin d'ammoniaque par les glandes péricardiques et les néprocytes clos (Pl. I, fig. 6 et 7).

2° *Elaboration.* — L'élaboration par les néphrocytes se traduit par des phénomènes nucléaires semblables à ceux observés dans toute cellule glandulaire et par des phénomènes cytoplasmiques.

Je montre l'existence du chondriome qui avait été généré-

ralement niée dans les cellules rénales des Mollusques et la présence de différents corps figurés urinaires.

La dislocation des nucléoprotéides est incomplète chez les Mollusques comme c'est fréquemment le cas chez les Invertébrés. On rencontre dans les cellules, des grains, des boules ou des concrétions formées d'une substance purique unie à un stroma organique. La dislocation des corps protéiques est, dans quelques groupes, insuffisante. Il peut y avoir formation de polypeptides qui, par oxydation, donnent des mélanines.

Les grosses boules uniques cristallines ou non, rencontrées dans les cellules à excrétion solide externe et dans certains néphrocytes clos naissent aux dépens de grains cytoplasmiques qui se fluidifient et dont la substance se reconcentre autour d'un tuteur de nature variable. J'ai pu suivre dans le cœur branchial du Poulpe, la marche même du phénomène par des injections physiologiques de carmin d'ammoniaque; cette couleur teint d'abord les granulations pour passer ensuite sur les boules en même temps que la substance de ces granulations qui leur donne naissance (Pl. I, fig. 6 et 7).

La grosse vacuole observée dans les néphrocytes à rétention aqueuse se forme souvent par confluence de plus petites.

Au point de vue de l'élaboration, le seul caractère commun entre les néphrocytes paraît être la propriété un peu particulière du chondriome rénal au niveau duquel le bleu de méthylène des injections physiologiques qui arrive à la cellule à l'état de dérivé incolore est régénéré en sa couleur primitive (Pl. II, fig. 13). Ce fait indique une propriété oxydante que la chimie réclame d'ailleurs pour la synthèse des corps puriques.

3° *Excrétion.*

NÉPHROCYTES CLOS.

Les produits élaborés par des cellules rénales closes, peuvent être soit accumulés, soit rejetés à l'état solide dans le milieu intérieur, soit redissous.

Le premier cas est réalisé dans les cellules conjonctives éparses de Lamellibranches et de Gastéropodes, dans des organes limités comme le cœur branchial des Octopodes et la glande à concrétions du Cyclostome.

Un excellent exemple du second cas est fourni par les genres de Lamellibranches dont les glandes péricardiques sont closes. Les produits excrétés sont repris par des leucocytes. Ces leucocytes quittent parfois l'organisme par diapédèse à travers divers épithéliums. L'issue de leucocytes dans le milieu extérieur est un fait biologique très général. Elle est conditionnée par des facteurs purement physico-chimiques. J'ai pu l'augmenter expérimentalement en faisant varier la composition du milieu dans lequel vivaient les animaux. L'excrétion leucocytaire est un phénomène surajouté qui se produit lorsque les leucocytes ont été à même de phagocyter des déchets urinaires antérieurement à leur issue.

On observe le troisième cas dans le cœur branchial des Céphalopodes Décapodes où les produits élaborés sont entraînés par un courant liquide abondant et éliminés par l'appendice du cœur branchial qui est excréteur chez ces animaux.

Le degré de solubilité du produit élaboré, la polarité de la cellule et la quantité du solvant sont les facteurs qui déterminent l'un ou l'autre de ces modes.

NÉPHROCYTES A EXCRÉTION EXTERNE.

Les cellules à excrétion liquide suffisante ont comme

caractères essentiels de posséder une polarité glandulaire marquée et d'être recouvertes d'une bordure en brosse.

Les cellules à excrétion solide ne sont qu'un type déformé des cellules à excrétion liquide suffisante. Mes recherches établissent en effet la présence d'un chondriome basal et d'une bordure en brosse apicale même dans les cas les plus typiques d'excrétion solide comme celui des Pulmonés (Pl. II, fig. 14; Pl. IV, fig. 30).

Deux facteurs sont nécessaires pour conditionner l'excrétion solide, la dislocation incomplète des déchets azotés les laissant à l'état de produits peu solubles et la rétention aqueuse.

Le premier facteur existe chez tous les Mollusques. On rencontre en effet chez tous des enclaves dans les néphrocytes; le second est un attribut seulement des formes supérieures, celles-là même où est réalisée l'excrétion solide (Pseudo et Eulamellibranches, Monotocardes, Opisthobranches, Pulmonés).

Les aspects morphologiques des cellules à excrétion externe varient non seulement suivant qu'il y a accumulation ou non de substance urinaire, mais encore si la cellule cumule plusieurs fonctions. Ce cas est fréquemment réalisé chez les Mollusques où deux fonctions : une fonction glandulaire et une fonction vibratile appartiennent à une même cellule qui possède alors une bordure en brosse et des cils.

Cils vibratiles et poils de brosse sont de même nature en ce sens qu'ils ont tous deux la valeur d'expansions cytoplasmiques, mais leurs affinités tinctoriales réciproques me font considérer les poils de brosse comme des expansions intéressant l'exoplasme cuticulaire et les cils comme des expansions émanant de l'endoplasme cellulaire lui-même. La grosseur des corpuscules basaux est fonction de la motilité des élé-

ments. Les longues flammes ciliaires peu mobiles ont des corpuscules basaux peu développés.

Comparant entre eux les faits connus sur les néphrocytes clos ou à excrétion externe on constate que deux facteurs principaux interviennent dans le déterminisme des différents modes d'excrétion : le degré de dislocation des substances urinaires et les modalités de l'excrétion aqueuse.

L'excrétion la plus parfaite est réalisée chez les Mammifères où la dislocation des nucléoptéides et des protéiques est complète et où l'excrétion aqueuse est suffisante. Cette dernière imprime à la cellule à excrétion liquide externe son aspect caractéristique.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE (1)

- ALDER J. AND HANCOCK A. — *A Monograph of the British nudibranchiate Mollusca*. London 1845-1855.
- ANCEL P. et BOUIN P. — Sur la recherche des cellules excrétrices par la méthode des injections physiologiques de matières colorantes. *C. R. Soc. de biol.* 1913.
- AMAUDRUT A. — La structure et la circulation dans l'organe de Bojanus de quelques Mollusques pulmonés. *Bull. Soc. philom.* Paris 1886.
- ALTMANN R. — *Die Elementarorganismen*. Leipzig 1890.
- ARGAUD. — Recherches sur l'histopographie des éléments contractiles et conjonctifs des parois artérielles chez les Mollusques et les Vertébrés. *Th. Sc.* Paris 1908.
- ARNOLD J. — Ueber Plasmosomen und Granula der Nierenepithelien, *Arch. f. path. Anat.* 1902.
- AUDIGÉ J. — Contribution à l'étude des reins des poissons téléostéens. *Th. Sc.* Paris 1910 et *Arch. de Zool. exp. et gén.* 1910.
- BARFURTH D. — Ueber den Bau und die Tätigkeit der Gasteropodenleber. *Arch. mikr. Anat.* 1883.
- Die Exkretionsorgane von *Cyclostoma elegans*. *Zool. Anz.* 1884.
- BEAUCHAMP P. MARAIS DE. — Recherches sur les Rotifères : les formations tégumentaires et l'appareil digestif. *Th. Sc.* Paris 1909 et *Arch. zool. exp. et gén.* 1909.

(1) Les ouvrages cités au cours de ce travail sont seuls indiqués.

- BEHME Th. — Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Harnapparates der Lungenschnecken. *Arch. f. Naturgesch.* 1889; et *Philos. Diss.* Rostock 1888.
- BEMMELEN J. F. Van. — Over den bouw der schelpen van Brachioponden en Chitonen. *Proefschrift.* 1882.
- BENDA. — Die Mitochondria des Nierenepithels. *Verandl. d. anat. Gesellsch.* Heidelberg 1903.
- BERLESE A. — *Gli Insetti.* Soc. édit. Libr. Milano.
- BERT P. — Mémoire sur la physiologie de la Seiche. *Mém. de la Soc. des Sc. phys. et nat. de Bordeaux* 1867.
- BETANCES L. M. — Les cellules du sang de quelques Lamelli-branches. *Arch. anat. microsc.* 1922.
- BEUK St. — Zur Kenntnis des Baues der Niere und der Morphologie von *Teredo* L. *Arb. Zool. Ins.* Wien 1899.
- BIAL M. — Ein Beitrag zur Physiologie der Niere. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* 1890.
- BLASIUS. — Cité par Fürth.
- BOBIEZTSKY. — Recherches sur le développement des Céphalopodes. *Mém. de la Soc. des amis des Sc. nat.* 1877.
- BOISSEVAIN M. — Beiträge zur Anatomie und Histologie von Dentalium. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, 1903-04 et *naturw. Diss.* Zürich. 1903-04.
- BOLTZMANN H. — Beiträge zur Kenntnis der Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. *Arb. Zool. Inst.* Wien 1906.
- BORN E. — Beiträge zur feineren Anatomie von *Phyllirhoë bucephala*. *Zeitschr. wiss. Zool.* 1910 et *philos. Diss.* Leipzig 1910.
- BOURNE G. C. — On the structure of *Aenigma aenigmatica* Chemnitz. *Quart. Journ. micr. Sc.* 1907.

- Contribution to the morphology of the groupe Neritacea of Aspidobranch Gastropods, I the Neritidae. *Proc. Zool. Soc. London* 1908.
- BOUTAN L. — Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle. *Arch. de Zool. exp. et gén.* 1885.
- La Patelle commune (*Patella vulgata* Linné). — La Moule comestible (*Mytilus edulis* Linné). — *Zoologie descriptive*. T. 2. O. Doin. Paris 1900.
- BRANCA A. et LELIÈVRE A. — Sur le chorion de la truie. *C. R. Assoc. des Anat.* Gand 1922.
- BRAUN M. — Ueber die Entwicklung des Harnleiters bei *Helix pomatia* L. *Nachrbl. d. Deutsch. Malak. Ges.* 1888.
- BRUNTZ L. — Contribution à l'étude de l'Excrétion chez les Arthropodes. *Arch. de biol.* 1903.
- BRUYNE DE. — Contribution à l'étude de la phagocytose. *Arch. de Biol.* 1895.
- BÜCHNER O. — Beiträge zur Kenntniss des Baues der einheimischen Planorbiden. *Jahres. Ver. vaterl. Nat. Stuttgart* 1891 et *Philos. Dissert. Leipzig* 1891.
- BURIAN R. — Die Exkretion. Protozoen. Coelenteraten. Echinodermen. Würmen. Tunicaten. *Handb. der vergleich. Physiol.* 1910. 13. 14.
- BURIAN R. UND MUTH A. — Die Excretion. Crustaceen. *Ibid.* 1914.
- CARAZZI D. — Fagocitosi e diapedesi nei lamellibranchi *Monitore Zool. Ital.* 1895.
- CHAMPY C. — Notes de biologie cytologique. Quelques résultats de la méthode de culture des tissus. III. Le Rein. *Arch. de Zool. exp. et gén.* 1914.
- CLAPARÈDE E. — Beitrag zur Anatomie des *Cyclostoma elegans*. *Arch. f. Anat. et Physiol.* 1858.

- COLLIN R. — Les mitochondries du cylindraxe des dendrites et des corps des cellules ganglionnaires de la rétine par le bleu de méthylène. *C. R. Soc. de Biol.* 1913.
- COURRIER R. — Etude préliminaire du déterminisme des caractères sexuels secondaires chez les poissons. *Arch. d'Anat., d'Histol. et d'Embryol.* 1922.
- CUÉNOT L. — Etudes physiologiques sur les Gastéropodes pulmonées. *Arch. de biol.* 1892.
- Sur le fonctionnement du rein des *Helix*. *C. R. Ac. Sc.* 1894.
- Etudes physiologiques sur les Oligochètes. *Arch. de Biol.* 1897.
- L'excrétion chez les Mollusques. *Arch. de biol.* 1899.
- Fonction absorbante et excrétrice du foie des Céphalopodes. *Arch. de Zool. exp. et gén.* 1907.
- Les organes phagocytaires des Mollusques. *Arch. de Zool. exp. et gén.* 1914.
- CUÉNOT, BRUNTZ et MERCIER. — Les cœurs branchiaux des Céphalopodes ont-ils une fonction excrétrice? *C. R. Soc. de biol.* 1913.
- CUÉNOT, GONET et BRUNTZ. — Recherches chimiques sur les cœurs branchiaux des Céphalopodes. Démonstration du rôle excréteur des cellules qui éliminent le carmin ammoniacal des injections physiologiques. *Arch. de zool. expér. et gén.* 1908-09.
- CUNNINGHAM J. T. — The renal organs (nephridia) of *Patella*. *Quart. Journ. Micr. Sc.* 1883.
- Note on the structure and relations of the kidney of *Aplysia*. *Quart. Journ. Micr. Sc.* 1883.
- CUVIER. — *Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques*. Deterville, Paris 1817.
- DAHLGREN U. and KEPNER W. A. — A Textbook of the principles of animal histology, New-York Macmillan Company 1908.

- DAKIN W. J. — Pecten. *Liverpool Marine Biol. Com. Memoirs* 1909.
— Buccinum. *Liverpool Marine Biol. Com. Memoirs* 1912.
- DAVY. — On the urinary secretion of fishes with some remarks on the secretion in other classes of animal. *Transact. of the Royal Society of Edinburgh* 1857.
- DESCHAMPS A. — Recherches d'anatomie comparée sur les Gastéropodes Pulmonés. *Ann. Soc. scientif.* Bruxelles 1898.
— Etude comparée du rein (néphridie) chez les Gastéropodes prosobranches et pulmonés. *Ann. Soc. scientif.* Bruxelles 1903.
- DISTASO A. — Sull' anatomia degli Scafopodi. *Zool. Anz.* 1906.
- DIWANY Hassan Fouad. — Etude histologique de l'embryotrophe hématique des Mammifères et du tube digestif de quelques Invertébrés hématophages. Recherches sur la dégradation de l'Hémoglobine. *Th. Sc. Paris* 1919.
- EMBERGER L. — Recherches sur l'origine et l'évolution des plastides chez les Ptéridophytes. Contribution à l'étude cytologique de la cellule végétale. *Th. Sc. Lyon* 1921 et *Arch. de Morphol. gén. et exp.* 1921.
- EMELJANENKO P. — Uber die ausscheidung von Farbstoffen durch das Bojanussche Organ bei Mollusken. *Zeitschr. f. Biol.* 1909.
- ENRIQUES P. — Il fegato dei Molluschi e le sue funzioni. Ricerche prevalentemente microscopiche. *Mitt. Zool. Stat. Neapel* 1902.
- EWALD A. und KRUKENBERG C. F. W. — Ueber die Verbreitung des Guanins. *Unters. Physiol. Inst. Heidelberg* 1882.
- FAGE L. — Recherches sur les organes segmentaires des Annélides Polychètes. *Ann. Sc. nat. Zool.* 1906.
- FAURÉ-FRÉMIET E. — Discontinuité dans l'évolution morphologique du chondriome de l'œuf de *Sabellaria alveolata*. *L. C. R. Soc. de biol.* 1921.

- FAURÉ-FRÉMIET E., MAYER A. et SCHAEFFER G. — Sur la constitution et le rôle des mitochondries. *C. R. Soc. de biol.* 1909.
- FAUSSEK V. — Ueber den sogenannten « weissen Körper » sowie über die embryonale Entwicklung desselben, der Cerebralganglien und des Knorpels bei Cephalopoden. *Mém. Acad. Imp. Sc. St-Petersbourg* 1893.
- FERNAU W. — Die Niere von *Anodonta cellensis*. *Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool* 1914.
- FERRATA A. — Sui fenomeni di secrezione della cellula renale. *Arch. di Fisiol.* 1905.
- FÉRUSAC A. E. et D'ORBIGNY A. — *Histoire naturelle générale et particulière des Céphalopodes acétabulifères vivants et fossiles*, Paris 1835, 1848.
- FLEURÉ H. J. — Zur Anatomie und Phylogenie von *Haliotis*. *Jenaische Zeitschr. Naturwis.* 1904-05 et *naturwiss. Diss.* Zürich, 1904.
- FOL H. — Sur l'anatomie microscopique du Dentale. *Arch. Zool. exp. et gén.* 1889.
- FOSSE R. — Origine et distribution de l'urée dans la nature. Application de nouvelles méthodes d'analyse de l'urée basées sur l'emploi du xanthydrol. *Ann. de l'Inst. Pasteur* 1916.
- FRANKENBERGER Z. — Mé mesonefros zsavcijs embryi exkretorieion funki? *Rospravy Ceské Akademie* 1921 et Le mésonéphros des embryons des mammifères a-t-il une fonction excrétoire? *Bull. internation. de l'Ac. Sc. de Bohême* 1921.
- FRÉDÉRICQ L. — Recherches sur la physiologie du Poulpe commun. *Arch. de Zool. exp. et gén.* 1878.
- Sur l'organisation et la physiologie du Poulpe. *Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique* 1878.
- FREITAG C. — Die Niere von *Helix pomatia* L. — *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 1916.

- FRENZEL. — Mikrographie der Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken I Allgemeine Morphologie und Physiologie des Drüsenepithels. *Nova Acta der Ksl. Leop. Carol. deutsch Akad. des Naturf.* 1886.
- FÜRTH O. V. — *Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere.* G. Fischer Jena 1903.
- GARNAULT P. — Recherches anatomiques et histologiques sur le *Cyclostoma elegans*. *Th. Sc. Paris* 1887 et *Acte Soc. Linéenne Bordeaux* 1887.
- GEGENBAUR C. — *Untersuchungen über die Pteropoden und Heteropoden.* Leipzig W. Engelmann 1855.
- GIBSON R. J. H. — Anatomy and Physiology of *Patella vulgata* Pt. I Anatomy. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh* 1887.
- GOODRICH E. S. — On the reno-pericardial canals in *Patella*. *Quart. journ. micr. Sc.* 1898.
- GIROD P. — Recherches sur la circulation Bojanienne, *Congr. intern. Zool. Moscou* 1892.
- Observations physiologiques sur le rein de l'Escargot (*Helix pomatia*). *C. R. Ac. Sc.* 1894.
- GLAMANN G. — Anatomisch-systematische Beiträge zur Kenntnis der Trachepulmonaten. *Zool. Jahrb. Anat.* 1902-03 et *Philos. Dissert.* Berlin 1902.
- GOMPEL et HENRI V. — Etude de la sécrétion urinaire chez le poulpe. *C. R. Soc. de biol.* 1906.
- GORONOWITSCK. — D'après J. Munk. *Centralbl. f. d. med. Wiss.* 1883.
- GRAVE B. H. — *Pinna seminuda* (preliminary communication). *Johns Hopkins Univ. Circ.* 1909.
- GRIESBACH H. A. — Ueber den Bau des Bojanuschen Organs der Teichmuschel. *Arch. f. Naturgesch. Jahrg.* 1877 et *Philos. Diss.* Leipzig 1876.

- GRIFFITHS A. B. — On the nephridia and « liver » of *Patella vulgata*. *Proc. Roy. Soc. London* 1887.
- GROBBEN C. — Morphologische Untersuchungen über den Harn und Geschlechtsapparat sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. *Arb. Zool. Inst.* Wien 1883-84.
- Die Pericardialdrüsen der Lamellibranchiaten. *Arb. Zool. Inst.* Wien 1886-88.
- Die Pericardialdrüse der gastropoden. *Arb. Zool. Inst.* Wien. 1890.
- GUIART J. — La limace rouge. *Arion empiricorum* Ferussac in *Zoologie descriptive de Boulan* T. 2. O. Doin. Paris 1900.
- GUIEYSSE A. — Coloration élective des plateaux en brosse par le vert lumière dans la triple coloration de Prenant. *C. R. Soc. de biol.* 1907.
- GUILLIERMOND A. — Les constituants morphologiques du cytoplasme, d'après les recherches récentes de cytologie végétale. *Bull. biol. de la France et de la Belgique* 1921.
- GURWITCH A. — Zur Physiologie und Morphologie der Nieren-thätigkeit. *Arch. f. d. ges. Physiol.* 1902.
- HAECKEL W. — Beiträge zur Anatomie der Gattung *Chilina* *Fauna Chilensis*. *Zool. Jahrb. Suppl.* 1911 et *Philos. Diss.* Jena 1911.
- HALLER B. — Die Organisation der Chitonen der Adria-*Arb. Zool. Inst.* Wien 1882.
- Beiträge zur Kenntnis der Niere der Prosobranchier. *Morphol. Jahrb.* 1885-86.
- HANCOCK A. — On certain points in the anatomy and physiology of the Dibranchiate Cephalopoda. *The Natural History* 1861.
- HARLESS E. — Ueber die Nieren der *Sepia* oder die sogenannten Venenanhänge. *Wiegman Erichsons Arch. f. Naturgesch.* Jahrg. 1847.

- HEATH H. — The excretory and circulatory systems of *Cryptochiton stelleri*. *Midd. Biol. Bull.* 1905.
- A new genus of parasitic Gastropods. *Biol. Bull.* 1910.
- HECHT E. — Contribution à l'étude des Nudibranches. *Th. Sc.* Paris 1895-96 et *Mém. Soc. Zool. de France* 1896.
- *Mém. Soc. Zool. France* 1896 et *Th. Sc. Paris* 1895-96.
- HEIDENHAIN R. — Mikroskopische Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Nieren. *Arch. f. mikr. Anat.* 1874.
- HENNEGUY L. F. — *Leçons sur la cellule*. Carré. Paris. 1896.
- HUBRECHT A. — Contribution to the morphology of the Amphineura. *Quart. Journ. of Micr. Sc.* 1882.
- IHERING H. V. — Zur Morphologie der Niere der sogenannten « Mollusken ». *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 1877.
- Beiträge zur Kenntniss der Anatomie von Chiton. *Morph Jahrb.* 1878.
- Ueber den uropneustische Apparat der Heliceen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 1884.
- JACOBSON L. L. — Ueber die Anwesenheit von Nieren in den Mollusken. *Meckel's Deutsch. Arch. f. Physiol.* 1820, et en français, Sur l'existence des reins chez les animaux mollusques. *Journ de Physiol.* 1820.
- JOLIET L. — Sur les fonctions du sac rénal chez les Hétéropodes. *C. R. Ac. Sc.* 1883.
- JOUBIN L. — La Sèche officinale (*Sepia officinalis* Linné). Monographie in *Zool. descriptive de Boutan*. O. Doin. Paris 1900.
- JUNG. — Contribution à l'histoire physiologique de l'Escargot. *Mém. couron. Acad. de Belgique.* 1887.
- KELLOGG J. L. — A contribution to our knowledge of the morphology of lamellibranchiate Mollusks. *Bull. U. S. Fish. Comm.* 1890-92.

- KOELHER R. et VANEY C. — Nouvelles formes de Gastéropodes ectoparasites. *Bull. Scient. France Belg.* 1912.
- KOWALEVSKY A. — Ein Beitrag zur Kenntniss des Exkretionsorgane. *Biol. Centralb.* 1889.
- KRAHELSKA M. — Ueber den Einfluss der Winterruhe auf den histologischen Bau einiger Landpulmonaten. *Jenaischen Zeitschr. f. Naturw.* 1910 et *Naturw. Dissert.* Zürich 1910.
- KRASUCKI A. — Untersuchungen über Anatomie und Histologie der Heteropoden. *Bull. Acad. Sc. Cracovie* 1911.
- KRÜKENBERG C. Fr. W. — Ueber Unterschiede der chemischen Bestandteile von Organen ähnlicher Funktion bei Vertretern verschiedener Tierklassen. *Vergl. physio. Studien.* Heidelberg 1881.
- Mangan ohne nachweisbare Mengen von Eisen in den Kronkretionen aus dem Bojanusschen Organ von *Pinna squamosa*. *Untersuch. a. d. Physiol. Inst.* Heidelberg 1882. 1882.
- Nierekonkremente von *Sepia*. *Untersuch. a. d. Physiol. Inst.* Heidelberg 1882.
- Mémoire sur l'organe de Bojanus des Acéphales lamellibranches. *Ann. Sc. nat. Zool.* 1855.
- LACAZE-DUTHIERS H. DE. — Mémoire sur l'organe de Bojanus des Acéphales lamellibranches. *Ann. Sc. nat. Zool.* 1855.
- Organisation du Dentale. *Ann. Sc. nat. Zool.* 1856.
- Histoire anatomique et physiologique du Pleurobranche orangé. *Ann. Sc. nat. Zool.* 1859.
- LADREYT F. — Contribution à l'étude de la nutrition (Anatomie, Histo-Physiologie, Chimie Physiologique). *Th. Sc.* Marseille 1918.
- LAMBERTHENGHI A. — Contributo allo studio delle cellule renali dell' *Helix pomatia* a del *Limax variegatus*. *Atti. Soc. Ital. Sc. nat. Mus. civ.* Milano 1908

— Contributo allo studio dell' istologia dell' uretère nei Limax
Ibid. 1909.

LANKESTER R. — On the originally bilateral character of the renal organs of Prosobranchia, and the homologies of the yolk-sac of Cephalopoda. *Ann. of Nat. Hist.* 1881.

LENSEN J. — Système nerveux, système circulatoire, système respiratoire et système excréteur de la Neritina fluviatilis. *La Cellule*, 1903.

LETELLIER A. — Etude de la fonction urinaire chez les Mollusques acéphales. *Th. Sc. Paris* 1887-88 et *Arch. de Zool. exp. et gén.* 1887.

— La fonction urinaire s'exerce chez les Mollusques acéphales par l'organe de Bojanus et par les glandes de Keber et de Grobben. *C. R. Ac. Sc.* 1891 et *Bull. Soc. Linnéenne de la Normandie* 1892.

LEYDIG F. — Ueber Paludina vivipara. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 1850.

— *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere.* Frankfurt a. M. 1857.

LINDEMANN W. — Urämie bei Cephalopoden. *Ziegler's Beitr. z. pathol. Anat. und allg. Pathol.* 1900.

LUDWIG C. — *Beiträge zur Lehre vom Mechanismus der Harnsecretion.* Marburg 1843.

MANGENOT G. — Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasma des algues. *Th. Sc. Paris* 1922 et *Arch. de Morphol. gén. et exp.* 1922.

MARCEAU F. — Recherches sur la structure du cœur chez les Mollusques suivies d'une étude spéciale des cœurs branchiaux et de leurs appendices glandulaires chez les Céphalopodes. *Arch. Anat. micr.* 1904-05.

MARCHAL P. — Contribution à l'étude de la désassimilation de l'azote. L'acide urique et la fonction rénale chez les Inver-

tébrés. *Mém. Soc. Zool. France* 1889 et *Thèse Méd. Paris*. 1888-89.

MAYER A. et RATHERY F. — Histologie du rein du Poulpe à l'état normal et au cours des éliminations provoquées. *C. R. Soc. de Biol.* 1906.

— Etudes sur le corps fungiforme du Poulpe (*Octopus vulgaris*). Histologie normale. Histologie et physiologie au cours des éliminations provoquées, *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.* 1907.

MAZIARSKI S. — Sur les changements morphologiques de structure nucléaire dans les cellules glandulaires. Contribution à l'étude du noyau cellulaire. *Arch. f. Zellforsch.* 1910.

MAZZARELLI G. — Monografia delle Aphysiidae del Golfo di Napoli *Mem. Soc. ital. delle Sc. Napoli*, 1893.

— Intorno al rene dei Tectibranchi. *Monit. Zool. Ital.* 1894.

MECKEL H. — Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere. *Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1846.

MEISENHEIMER J. — Entwicklung von *Limax maximus*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 1896-98.

— Die Entwicklung von Herz Pericard, mere und genitalzellen bei *Cyclas*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 1900.

— Pteropoda. *Wiss. Ergebn d. Deutsch Tiefsee Exped.* 1905.

— Die Exkretionsorgane der wirbellosen Tiere. I. Protonephridien und typische Segmentalorgane. *Spengels Ergebn u. Fortschr. d. Zool.* 1909.

MERCIER L. — Bactéries des Invertébrés. La glande à concrétions de *Cyclostoma elegans* Drapp. *Bull. Sc. France et Belgique* 1911.

— Bactéries des Invertébrés. Les cellules uriques du cyclostome et leur bactérie symbiote. *Arch. anat. microsc.* 1913.

MEVES Fr. — Historisch-Kritische Untersuchungen über die Plastosomen der Pflanzenzellen. *Arch. f. mikr. Anat.* 1917.

- MEYER W. Th. — Die Anatomie von *Opisthoteuthis depressa* (Ijima und Ikeda). *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 1906-07 et *Philos. Dissert.* Leipzig 1906.
- MISLAWSKY A.-N. — Plasmafibrillen und Chondriokonten in den Stabchenepithelien der Niere. *Arch. f. mikr. Anat.* 1913.
- MÜLLER H. — Bau der Cephalopoden. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 1853.
- MYLIUS C. — Ueber das Vorkommen der Harnsäure in der Gartenschnecke und anderen Species der Gattung *Helix*. *Journ. f. prakt. Chimie*, 1840.
- NAEF Ad. — Teuthologische Notizen. Zur Morphologie des Cölomsystems. *Zool. Anz.* 1912.
- NALEPA A. — Beiträge zur Anatomie der Stylomatophoren. *Sitzber. K. Akad. d. Wiss. Wien.* 1883.
- NICOLAS A. — Contribution à l'étude des cellules glandulaires. Les éléments des canalicules du rein primitif chez les Mammifères. *Int. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.* 1891.
- NIERSTRASZ H.-F. — Die Amphineuren. *Spengels Ergebn. u. Forsch. d. Zool.* 1909-1910.
- NOEL R. — Recherches histo-physiologiques sur la cellule hépatique des Mammifères. *Th. Sc. Paris* 1922 et *Arch. anat. microsc.* 1922.
- ODHNER N. — Morphologische und phylogenetische Untersuchungen über die Nephridien der Lamellibranchien. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 1912.
- PALMER C.-F. — The anatomy of Californian Haliotidae. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, 1907.
- PELSENEER P. — Contribution à l'étude des Lamellibranches. *Arch. Biol.* 1891.
- Les appareils excréteur et reproducteur de *Elysia*. *Zool. Anz.* 1892.

- Recherches sur divers Opisthobranches. *Mém. cour. Acad. Roy. Belgique* 1894.
- Les reins, les glandes génitales et leurs conduits chez les Mollusques. *Zool. Anz.*, 1896.
- Les Mollusques. *Traité de Zoologie de R. Blanchard.* Paris, Rueff, 1897.
- Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques. *Mem. cour. Acad. Roy. Belgique.* 1898-99.
- In *Lankester A treatise on Zoology Molluscs.*, London, 1906.

PERRIER R. — Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes Prosobranches. *Th. Sc. Paris* 1889 et *Ann. des Sc. nat. Zool.* 1889.

PIÉRI J.-B. — Recherches physiologiques sur *Tapes decussata* et quelques *Tapidéés*. *Th. sc. Paris* 1895.

PLATE L.-H. — Ueber den Bau und die Verwandtschaftsbedingungen der Solenoconchen. *Zool. Jahresb. Anat.* 1892.

— Beiträge zur Anatomie Systematik der Janilliden. *Zool. Jahresb. Anat.* 1898.

— Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. *Fauna Chilensis. Zool. Jahresb. Suppl.* 1898 et 1902.

POTSCH O. — Entwicklung von Niere, Pericard und Herz bei *Planorbis corneus*. *Spengel. Zool. Jahresb.* 1904.

PRENANT A. — Les appareils ciliés et leurs dérivés. *Jour. de l'Anat. et de la Physiol.* 1913-1919.

— Etude des cellules à membranelles dans les branchies et les tentacules de quelques groupes d'Invertébrés. *Arch. anat. microsc.* 1915.

PRENANT A. BOUIN P. MAILLARD L. — *Traité d'histologie T. I. Cytologie générale et spéciale.* Schleicher Paris 1904.

- PRENANT M. — Sur les ferments oxydants nucléaires et cytoplasmiques et sur leur importance physiologique. *C. R. Soc. de Biol.* 1922.
- POLICARD A. — Contribution à l'étude du mécanisme de la sécrétion urinaire. Le fonctionnement du rein de la grenouille. *Th. Sc. Paris* 1910 et *Arch. anat. microsc.* 1910.
- RANDALL J. AND HEATH H. — *Asterophila*, a new genus of parasitic gastropods *Biol. Bull.* 1912.
- RANKIN W. M. — Ueber das Bojanussche Organ der Teichmuschel (*Anodonta cygnea* Lam.) *Jenaische Zeitschr. für Naturw.* 1890 et *philos. Dis.* München 1890.
- RANSON. — On the cardiac rhythm of Invertebrata. *Journ. of Physiol.* 1885.
- REGAUD Cl. — Participation du chondriome à la formation des grains de ségrégation dans les cellules des tubes contournés du rein *C. R. Soc. de Biol.* 1909.
- REUPSCH E. — Beiträge zur Anatomie und Histologie der Heteropoden *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 1912 et *philos. Diss.* Berlin 1912.
- RIO-HORTEGA P. DEL. — Sobre las granulaciones argentófilas y otras estructuras de las células renales (Datos para el estudio de las secreciones del riñón.) *Bol. de la R. Soc. espan. de Hist. Natural.* 1921.
- ROBERT A. — Le Troque *Trochus turbinatus* (Born) in *Zoologie descriptive de Boutan*. T. 2. O. Doin. Paris 1900.
- ROLLE G. — Die Renopericardialverbindung beim den einheimischen Nacktschnecken und anderen Pulmonaten. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.* 1908 et *Philos. Dissert.* Jena 1907.
- ROMIEU M. — Contribution à la connaissance de l'histologie et de l'histophysiologie du corps cardiaque des Annélides. *C. R. Assoc. des Anat.* Gand 1922.
- ROSÉN N. — Zur Kenntnis der parasitischen Schnecken. *Acta Universitatis. Ludensis, K. Fysiogr. Sällsk. Handl. Lund*, 1910.

- ROTHSTEIN. — Zur Kenntniss des Nierenepithels, *Biologiska Föreningens Förhandlingar* 1891.
- RYWOSCH D. — Physiologie des Herzens und des Exkretionsorganes der Heteropoden (Pterotracheen) *Pflügers Arch. d. ges. Physiol.* 1905.
- SABATIER A. — Anatomie de la moule commune. *Ann. Sc. nat. Zool.* 1877.
- SASSI M. — Zur Anatomie von *Anomia ephippium*. *Arb. a. d. Zool. Inst. Wien*, 1903.
- SAUER H. — Neue Untersuchungen über das Nierenepithel und sein Verhalten bei der Harnabsonderung. *Arch. f. mikr. Anat.* 1895.
- SCHERPMAN M. M. UND NIERSTRASZ H. F. — Parasitische Prosobranchier der Siboga. *Siboga. Expedition*, Leiden, 1909.
- SCHINDLER. — Beiträge zur Kenntniss der Malpighischen Gefässe der Insecten. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 1878.
- SCHLOSSBERGER J. — Konkremente aus den Bojanusschen Organ. *Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1856.
- SCHNEIDER K. C. — *Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere*. Jena C. Fischer 1902.
- SCHÖNLEIN K. — Notiz über den Harn von *Octopus macropus*. *Zeitschr. f. Biol.* 1898.
- SCHOPPE Ph. — Die Harnkügelchen bei Wirbellosen und Wirbeltieren. *Anat. Hefte*, 1897 et *Mediz. Dissert* Göttingen 1897.
- SCHUMANN W. — Ueber die Anatomie und die systematische Stellung von *Gladinia peruviana* Sowerby und *Gadinia garnoti* Payraudeau. *Fauna chilensis. Zool. Jahresb. Suppl.* 1911 et *Philos Dissert* Jena 1911.
- SEPGWICK A. — On certain points in the anatomy of *Chiton*. *Proc. Roy. Soc.* 1881.

- SEIBOLD W. — Anatomie von Vitrella Quenstedtii (Wiedersheim) Clessin. *Jahresb. Ver. Vaterl. Naturk.* Stuttgart 1904 et *Naturwiss Dissert.* Tübingen 1904.
- SICARD H. — Recherches anatomiques et histologiques sur le Zonites algerius. *Th. Sc.* Paris 1874-75 et *Ann. Sc. nat. Zool* 1874.
- SIEBOLD E. Th. v. — In Siebold-Stannius, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie.* Veit & C^o Berlin 1848.
- SIMROTH H. — In Bron's *Klassen und Ordnungen Tierreichs-Mollusca* 1892-94.
- Neure Arbeiten über die Morphologie und Biologie der
- Gasteropoden *Zool. Centralb.* 1909.
- Kritisches Referat über Rolle, die Renopericardialverbindung bei den einheimischen Nacktschnecken. *Zool. Centralb.* 1909.
- SMALLWOOD W. M. — The Kidney cells of the frog in a phagocytic role. *Anat. Anz.* 1908.
- SOLGER B. — Zur Physiologie der sogenannten Venenanhänge der Cephalopoden *Zool. Anz.* 1881.
- SPEYER O. — Zootomie des Paludia vivipara. *Inaug. Diss.* Cassel 1885.
- SPILLMANN J. — Zur Anatomie und Histologie des Herzens und der Hauptarterien der Diotocardier. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.* 1905 et *Naturw. Diss.* Zurich 1905.
- STENTA M. — Ueber ein drüsiges Organ der Pinna. *Arb. Zool. Inst.* Wien 1906.
- STIASNY G. — Die Niere der Weinbergschnecke. *Zool. Anz.* 1903.
- STRICT (O. Van der). — Contribution à l'étude du mécanisme de la sécrétion urinaire. *C. R. Ac. Sc.* 1891.
- STROHL J. — Die Exkretion. Mollusken. *Handb. der vergleich. Physiol.* 1913-14.

- SULIMA A. — Beiträge zur Kenntnis des Harnsäurestoffwechsels niederer Tiere. *Zeitschr. Biol.* 1913-14.
- TAEUBER H. — Beiträge zur Morphologie der Stylommatophoren. *Annuaire Mus. Zool. St-Petersbourg*, 1900-01 et *Philos. Dissert* Leipzig 1901.
- TOBLER M. — Zur Anatomie von *Parmophorus intermedius* Reeve. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.* 1901-02 et *Naturw. Diss.* Zürich 1900-01.
- TOTZAUER R. J. — Nieren und Gonadenverhältnisse von *Halio-*
tis. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.* 1905.
- TURCHINI J. — Coloration vitale du chondriome des cellules sécrétrices du rein au cours de l'élimination du bleu de méthylène. *C. R. Soc. de biol.* 1919.
- Contribution à l'étude des processus cytologiques de l'élimination des matières colorantes par le rein. *Th. Méd.* Paris 1919 et contribution à l'étude de l'histophysiologie rénale. Les processus cytologiques de l'élimination des matières colorantes par le rein. *Arch. de Morphol. gén. et exp.* 1922.
 - Contribution à l'étude histophysiologique de la sécrétion rénale. *C. R. Assoc. des Anat.* Paris 1921.
 - Contribution à l'étude de l'histologie comparée de la cellule rénale. *C. R. Assoc. des Anat.* Gand 1922.
 - Etude histologique de la poche du noir des Céphalopodes Dibranchiaux. Les processus cytologiques de la sécrétion et de l'excrétion de l'encre. *Arch. anat. microsc.* 1922.
 - Note d'histologie comparée sur le cœur branchial et l'appendice du cœur branchial des Céphalopodes. *Bull. Soc. Zool. de France* 1922.
 - Le canal rénopéricardique du Poulpe. (*Octopus vulgaris* Lam.) *Bull. Soc. Zool. de France* 1923.
- TURCHINI J. et SLOBOZIANO C. — Coloration vitale du chondriome des cellules cartilagineuses par le bleu de méthylène. *C. R. Soc. de biol.* 1920.

- UExKULL J. v. — Cité par Fürth.
- VAYSSIÈRE A. — Recherches anatomiques sur la famille des Bullidés. *Ann. Sc. nat. Zool.* 1879-80.
- VERNE J. — Contribution histologique à l'étude de la sécrétion dans la glande salivaire postérieure des Céphalopodes. *C. R. Assoc. des Anat.* Gand 1922.
- Contribution à l'étude des reins aglomérulaires. L'appareil rénal des Poissons Lophobranches. *Arch. anat. microsc.* 1922.
- VESSICHELLI N. — Contribuzioni allo studio della Phylliroë bucephala Péro e Lusueur. *Mitt. Zool. St. Neapel* 1906.
- VIGELIUS W. J. — Ueber das Exkretionssystem der Cephalopoden. *Niederl. Arch. f. Zool.* 1880.
- VLÈS F. — Monographie sommaire de la Mye (*Mya arenaria* L.) *Mém. Soc. Zool. de France* 1909.
- VOIGT W. — Entocolax Schiemenzii n. sp. *Zool. Anz.* 1901.
- VOIT C. — Anhaltspunkte über die Physiologie der Perlmuscheln. *Zeitchr. f. wiss. Zool.* 1860.
- WEGMANN H. — Contributions à l'histoire naturelle des Haliotides. *Arch. Zool. exp* 1884 et *Philos Dissert.* Zürich 1884.
- WETTSTEIN E. — Zur Anatomie von *Cryptoplax larvaeformis* Burrow. *Jenaische Zeitschr. f. naturw.* 1903-04 et *naturw. Dissert.* Zürich 1903.
- WILLEM V. — Recherches sur les Néphridies. *Mém. Acad. R. Belgique* 1910.
-

EXPLICATION DES PLANCHES

Les préparations ont été reproduites à la chambre claire à l'aide d'un objectif à immersion homogène S.F.I.O.f. = 1, mm 8 et d'un oculaire S. F. I. O. $\times 10$. Tube de 16 cm. Distance de l'image 250 mm. Grossissement linéaire : 960. Seule la figure 10 a été dessinée à un grossissement plus faible. Objectif sec S. F. I. O. $\times 6$; Gr. lin. : 252.

PLANCHE I

Fig. 1. — Cœur branchial d'*Octopus vulgaris* Lam. Zenker, Eosine-Hématoxyline au fer-Vert lumière. Cellules propres avec grains d'excrétion à différents états et boules d'accumulation se formant aux dépens de la substance des grains. Entre les cellules : espaces sanguins et fibres musculaires du type strié composé.

Fig. 2. — Épithélium de la cavité de l'appendice du cœur branchial d'*Octopus vulgaris* Lam. — Zenker, Eosine-Hématoxyline au fer-Vert lumière. L'épithélium est un simple épithélium de revêtement et ne présente aucun caractère sécréteur.

Fig. 3. — Cœur branchial de *Sepia officinalis* L. — Zenker, Eosine-Hématoxyline au fer-Vert lumière. Cellules propres avec grains d'excrétion mais sans boules d'accumulation. Entre les cellules : espaces sanguins et fibres musculaires du type strié composé.

Fig. 4. — Épithélium de la cavité de l'appendice du cœur branchial de *Sepia officinalis* L. — Zenker, Eosine-Hématoxyline au fer-Vert lumière. L'épithélium sécréteur : filaments basaux ; bordure en brosse ; noyau apical à gros nucléole plasmatique.

Fig. 5. — Epithélium du canal réno-péricardique d'*Octopus vulgaris* Lam. — Zenker, Eosine-Hématoxyline au fer-Vert lumière. L'épithélium est à la fois glandulaire et vibratile. Filaments basaux, grains de sécrétion apicaux et brosse en rapport avec la fonction glandulaire ; cils en rapport avec la fonction vibratile. A remarquer la coexistence d'une bordure ciliée et d'une bordure en brosse sur les mêmes cellules.

Fig. 6. — Cœur branchial d'*Octopus vulgaris* Lam. — Deux jours après une injection physiologique de carminate d'ammoniaque. Sublimé, Hémalum. Seuls les grains ont fixé le carmin dans les cellules propres. Les boules d'accumulation ont conservé leur teinte naturelle.

Fig. 7. — Cœur branchial d'*Octopus vulgaris* Lam. — Un mois après une injection physiologique de carminate d'ammoniaque. Les grains cellulaires ne sont pas colorés. Les boules, plus grosses, sont maintenant teintées par le carmin.

PLANCHE II

Fig. 8. — Corps de Bojanus de *Chlamys varia* L. Zenker, Eosine-Hématoxyline au fer-Vert lumière. Cellules du sommet d'un des multiples plissements de l'épithélium rénal. Les cellules sont à ce niveau à la fois glandulaires et vibratiles.

Fig. 9. — Corps de Bojanus de *Tapes decussata* L. Zenker, Eosine-Hématoxyline au fer-Vert lumière. Cellules épithéliales avec une très mince bordure en brosse. Dans quelques-unes : vacuoles apicales qui sur cette préparation ne contiennent pas de concrétion. Divers aspects de l'excrétion leucocytaire : leucocytes dans les capillaires rénaux ; leucocytes intra et inter-cellulaires ; leucocytes dans la lumière rénale.

Fig. 10. — *Tritonia Hombergi* Cuv. — (Gr. 1. 252) Cellules rénales à l'examen direct. Concrétions multiples ou uniques intravacuolaires.

Fig. 11. — *Helix aspersa* Müller-Bouin. Eosine-Hématoxyline au fer-Vert lumière. Urètre primaire. Cellules à brosse et à bâtonnets et cellules à cils, en forme de coin. Remarquer dans ces dernières la modification du rapport nucléoplasmique par suite de l'accroissement du noyau et la basophilie du cytoplasme.

Fig. 12. — *Helix aspersa* Müller-Bouin. Eosine, Hématoxyline au fer-Vert lumière. Même segment de l'uretère primaire, mais en hypersécrétion provoquée. Turgescence des cellules à brosse. Vacuolisation du cytoplasme. Fragmentation des bâtonnets. Pas de modification des cellules en coin.

Fig. 13. — *Helix aspersa* Müller. Cellules rénales au cours de l'élimination du bleu de méthylène. Acide picrique, Formol, Molybdate d'ammoniaque. Légère coloration à l'hémalum non différenciée. Les éléments colorés par le bleu représentent le chondriome de la cellule. Comparer avec la figure 30 obtenue par la technique de Regaud. Certains grains sont entourés d'une coque mitochondriale complète ou en croissant.

Fig. 14. — *Helix aspersa* Müller-Bouin. Eosine, Hématoxyline au fer-Vert lumière. Dans le cytoplasme granula, grains brun jaunâtre, grains mixtes à centre brun jaunâtre et à coque verdâtre, grains verts, petites vacuoles. Dans les grandes vacuoles apicales, concrétion colorée en vert, la substance cristalline ayant été dissoute. Une fine bordure en brosse avec corpuscules basaux recouvre les cellules.

Fig. 15. — *Helix aspersa* Müller, Bouin. Eosine-Hématoxyline au fer-Vert lumière. Corps de Bojanus au cours d'hypersécrétion provoquée. Turgescence des cellules, vacuolisation du cytoplasme; augmentation de la vacuole apicale précédant sa rupture. Les aspects des figures 12 et 15 rappellent ceux des altérations des cellules rénales. Ils sont ici temporaires et reconnaissent pour unique cause l'hypersécrétion aqueuse. A gauche un leucocyte intercellulaire rempli de boules d'excrétion.

Dans les cellules épithéliales colorées par la triple coloration de Prenant. Eosine-Hématoxyline au fer-Vert lumière, noter l'identité de colorabilité des brosses et des basales et leur différence de colorabilité d'avec les cils.

PLANCHE III

Fig. 16. — *Acanthochites fascicularis* L. Bouin. Eosine-Hématoxyline au fer-Vert lumière. Segment initial du canal réno-péricardique (entonnoir). Cellules à cytoplasme homogène et à longs cils dirigés vers le rein.

Fig. 17. — *Acanthochites fascicularis* L. Bouin. Eosine-Hématoxyline au fer-Vert lumière. Segment distal du canal réno-péricardique (canal réno-péricardique proprement dit). Les cellules renferment des boules puriques et sont recouvertes d'une bordure en brosse.

Fig. 18. — *Sepia officinalis* L. Flemming. Hématoxyline au fer. Corps spongieux avec bordure en brosse à corpuscules basaux très nets. Quelques grains puriques intracytoplasmiques ont été conservés dans le cytoplasme. Fibres musculaires striées du type composé paraissant aboutir à la basale de l'épithélium.

Fig. 19. — *Sepia officinalis* L. Bouin. Eosine-Hématoxyline au fer-Vert lumière. Vaisseau en coupe oblique. A gauche : segment de la limitante conjonctive interne ; à droite : fibres conjonctives longitudinales. Dans la tunique moyenne du vaisseau : fibres musculaires séparées par des espaces conjonctifs ; dans la tunique externe : tissu conjonctif avec quelques fibres musculaires longitudinales.

Fig. 20. — *Mytilus edulis* L. Regaud 2 jours. Hématoxyline au fer. Cellules de l'épithélium rénal surmontées d'une bordure en brosse et renfermant de nombreux grains pigmentés. La coupe intéresse la paroi ventrale du rein. Au-dessous de l'épithélium ; tissu conjonctif très vascularisé ; à la partie inférieure, section transversale d'une cellule conjonctive glandulaire.

Fig. 21. — *Pecten maximus* L. Regaud 2 jours. Hématoxyline au fer. Cellules de l'épithélium rénal avec à leur pôle basal une grande vacuole renfermant une concrétion et à leur pôle basal des grains de sécrétion intracytoplasmiques. Dans la cavité rénale : un leucocyte chargé de déchets ; au-dessous de la basale dans le tissu intertrabéculaire : accumulation d'éléments fixes et surtout mobiles à noyau souvent pycnotique et renfermant des déchets.

Fig. 22. — *Cardium norvegicum* Spengl. Regaud 2 jours. Hématoxyline au fer. Cellules rénales prises vers le sommet d'une villosité.

PLANCHE IV

Fig. 23. — *Mya arenaria* L. Bouin. Hématoxyline au fer. Eosine. Cellules du corps de Bojanus, grosse concrétion dans la vacuole apicale des éléments cellulaires, grains de sécrétion dans le cyto-

plasme. Les différenciations cuticulaires n'ont pas été conservées.

Fig. 24. — Tapes decussata L. Zenker. Hématoxyline au fer, Eosine. Cellules de la glande péricardique avec leur produit d'excrétion.

Fig. 25. — Mya arenaria L. Bouin. Hématoxyline au fer-Eosine. Cellules de la glande péricardique avec leur produit de sécrétion ; en bas à gauche : un leucocyte dans les espaces sanguins sous-épithéliaux ; entre les deux cellules de droite un leucocyte en voie de diapédèse à travers l'épithélium de la glande ; en haut, dans la lumière de la glande, un leucocyte chargé de produits d'excrétion péricardique.

Fig. 26. — Fissurella mamillata Risso. Alcool chloroforme Hématoxyline au fer-Eosine. Cellules rénales d'un animal âgé chargé de concrétions puriques. Le revêtement ciliaire de la cellule n'a pas été conservé.

Fig. 27. — Purpura lapillus L. Zenker. Hématoxyline au fer, Eosine. Cellules ciliées du sommet d'un plissement de l'épithélium rénal.

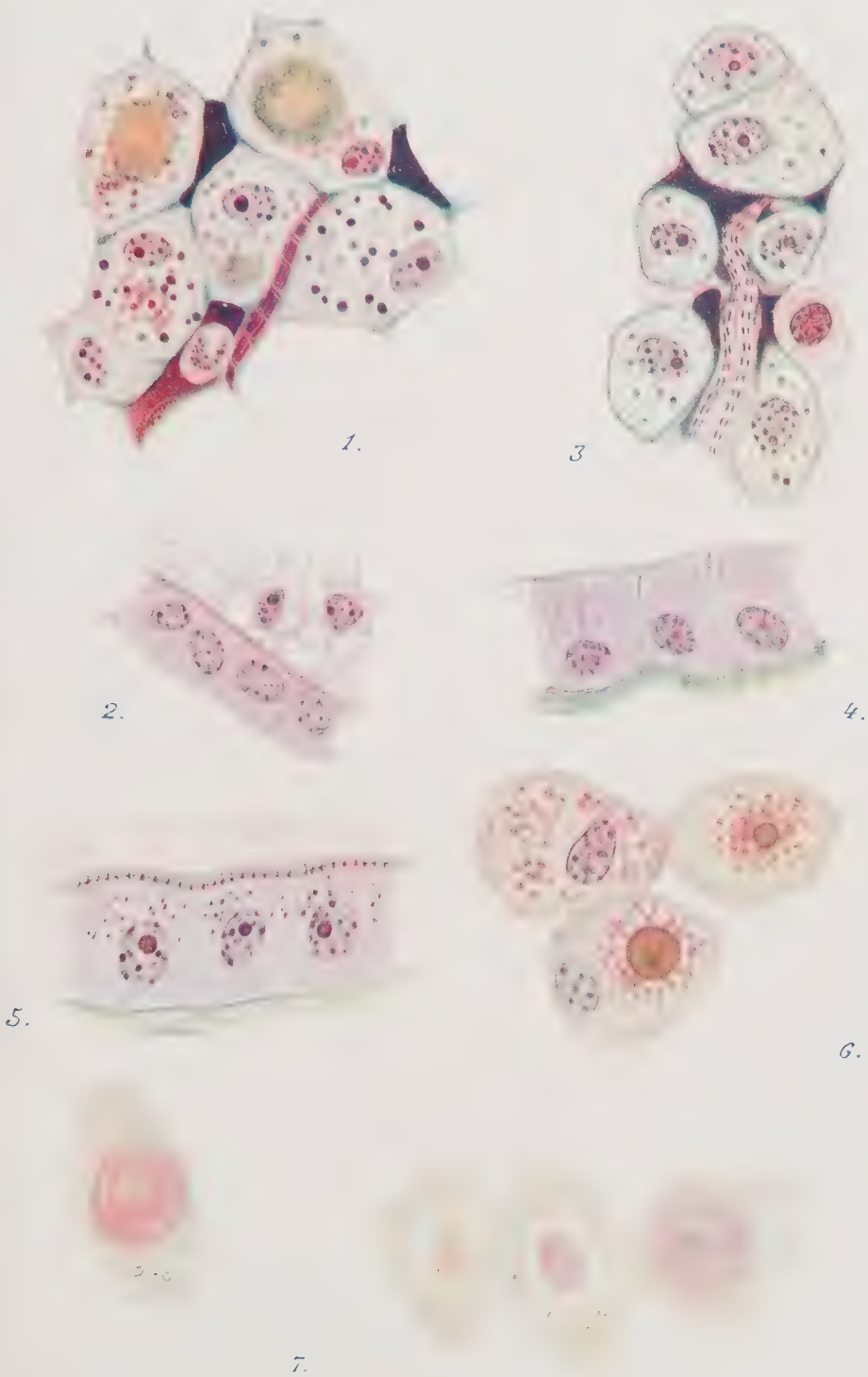
Fig. 28. — Purpura lapillus L. Zenker. Hématoxyline au fer-Eosine. Cellules à vacuoles de l'épithélium rénal.

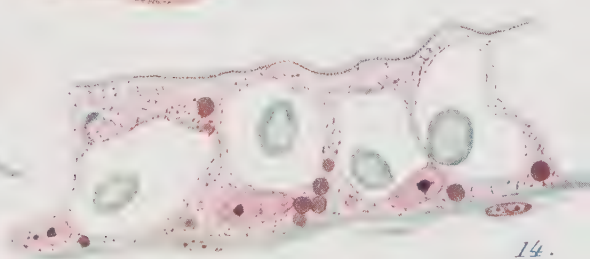
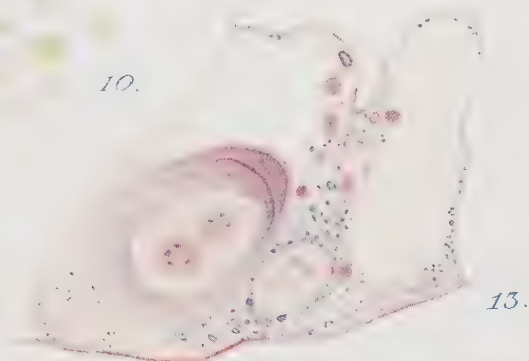
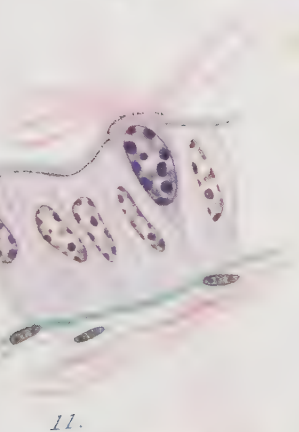
Fig. 29. — Aeolidiella glauca. Alder et Hancock. Flemming Hématoxyline au fer. Cellules rénales à vacuole dans laquelle les produits figurés n'ont pas été conservés ; grains de sécrétion intracytoplasmiques.

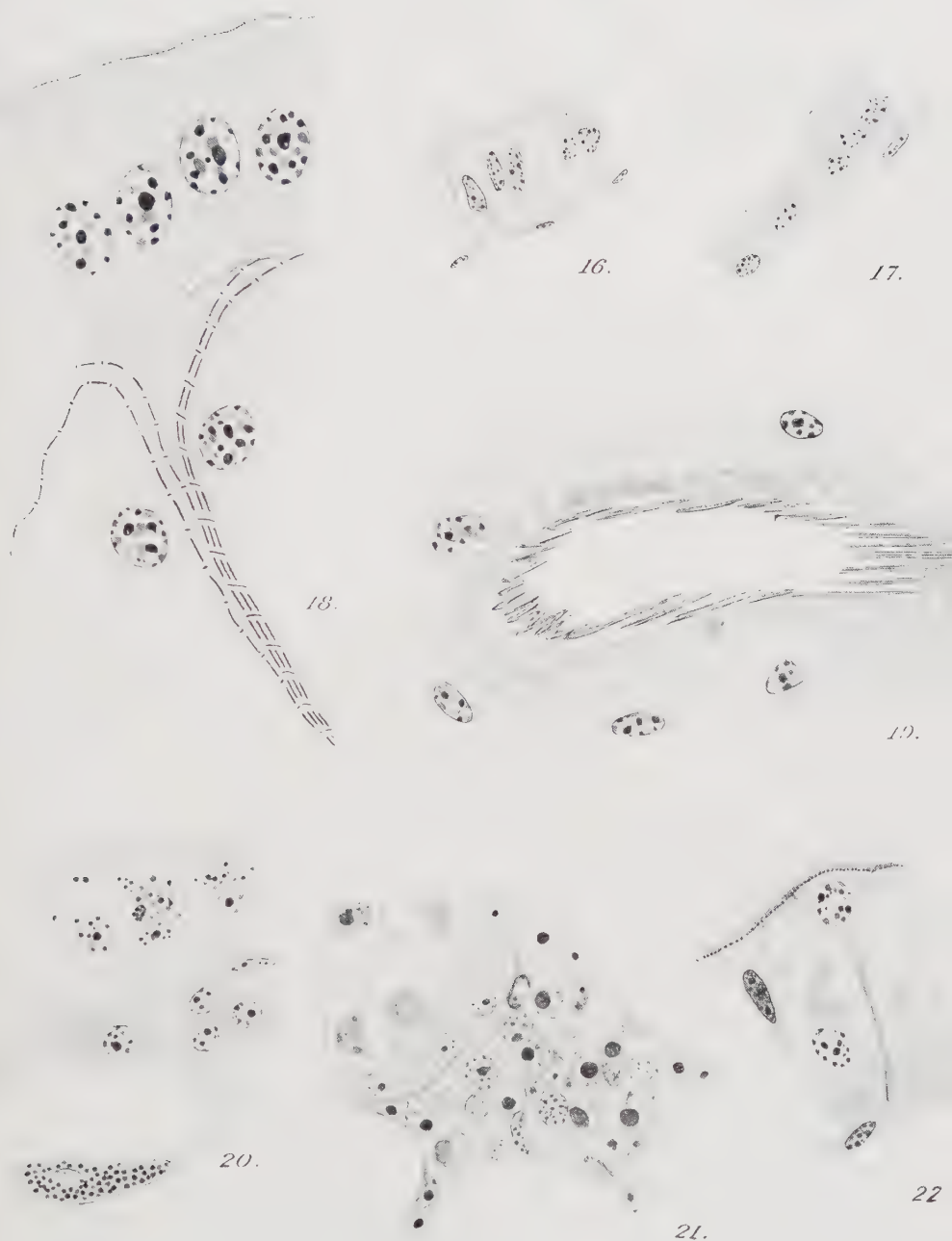
Fig. 30. — Helix aspersa Müller. Technique mitochondriale de Regaud. Cellules rénales. Chondriocontes courts, mitochondries et grains de sécrétion dans le cytoplasme de la cellule.

Fig. 31. — Helix aspersa Müller. Concrétions rénales. Images observées sans fixation ou après fixation à l'alcool chloroforme. Concrétion à centre multiple. Petites concrétions. Masse amorphe. Concrétion à centre amorphe. Concrétion presque entièrement cristalline.

Fig. 32. — Helix aspersa Müller. Technique mitochondriale de Regaud. Cellules à brosse et à bâtonnets de l'uretère montrant la nature chondriosomique probable des bâtonnets et leur polarisation glandulaire orientée dans le sens d'une sécrétion externe.

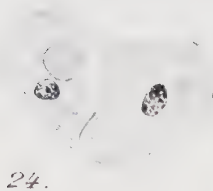




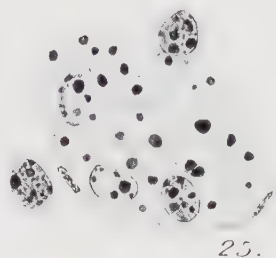




23.



24.



25.



27.



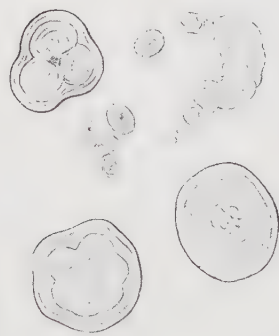
29.



26.



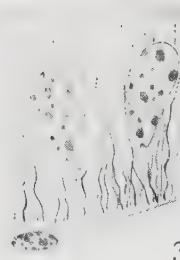
28.



31.



30.



32.

TABLE DES MATIERES

	PAGES
AVANT PROPOS.....	5
INTRODUCTION. — Sommaire : Définition de la cellule rénale. — Variétés de néphrocytes. — But en plan du présent mémoire.....	7
1 ^{re} PARTIE. — ETUDE SPECIALE.....	15
CHAPITRE I. — MATÉRIEL D'ÉTUDE ET TECHNIQUE. — Sommaire : Animaux examinés. — Appareil urinaire des Mollusques. — Technique histologique. — Technique expérimentale	15
CHAPITRE II. — AMPHINEURES. — Sommaire : Données antérieures. — Observations personnelles. — Conclusions....	24
CHAPITRE III. — CÉPHALOPODES.....	34
§ 1. — Généralités	34
§ 2. — Cœurs branchiaux, veineux ou latéraux.— Sommaire : Données antérieures. — Observations personnelles. — Valeur physiologique du cœur branchial. — Conclusions.	37
§ 3. — Appendices des cœurs branchiaux. — Sommaire : Données antérieures. — Observations personnelles. — Valeur physiologique du cœur branchial. — Conclusions	37
§ 4. — Coelome péri-appendiculaire. — Sommaire : Données antérieures. — Description personnelle. — Valeur physiologique du canal réno-péricardique. — Conclusions.	63

§ 5. — Corps spongieux et sac rénal. — Sommaire : Données antérieures. — Description personnelle : les corps spongieux, le sac rénal. — Conclusions.....	69
§ 6. — Foie et intestin.....	85
CHAPITRE IV. — LAMELLIBRANCHES. — Sommaire : Données antérieures. — Observations personnelles : reins, glandes péricardiques. — Conclusions.....	87
CHAPITRE V. — SCAPHOPODES.....	114
CHAPITRE VI. — GASTÉROPODES.....	116
§ 1. — Généralités	116
§ 2. — Pulmonés. — Sommaire : Données antérieures. — Observations personnelles : rein et uretère. — Conclusions	118
§ 3. — Prosobranches. — Sommaire : Données antérieures. — Observations personnelles. — Conclusions.....	148
§ 4. — Opisthobranches. — Sommaire : Données antérieures. — Observations personnelles. — Conclusions..	160
2 ^e PARTIE. — ETUDE COMPARATIVE ET GÉNÉRALE	167
CHAPITRE I. — PROCESSUS D'ÉLABORATION.....	167
§ 1. — Intussusception	167
§ 2. — Elaboration. — Sommaire : Phénomènes nucléaires. — Phénomènes cytoplasmiques : activité chondriosomique ; formation des boules amorphes ou cristallines.	169
§ 3. — Caractères communs.....	179
CHAPITRE II. — PROCESSUS D'EXCRÉTION.....	181
§ 1. — Néphrocytes clos. — Sommaire : Néphrocytes accumulateurs. — Néphrocytes à excrétion interne. — Néphrocytes à excrétion solide et excrétion leucocytaire. — Néphrocytes à excrétion interne liquide.....	181
§ 2. — Néphrocytes à excrétion externe. — Sommaire : Les divers modes d'excrétion. — L'excrétion solide. — L'accumulation et l'excrétion liquide. — Les constituants de la cellule à excrétion externe.....	186

§ 3. — Brosse et bordure ciliée. — Sommaire :	
Répartition des cellules ciliées chez les Mollusques. —	
Théories sur la nature de la brosse. — Leur discussion.	189
§ 4. — Déterminisme du mode d'excrétion et reten-	
tissement de ce mode sur la structure.....	200
CONCLUSIONS	210
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	217
EXPLICATION DES PLANCHES.....	237

Impr. JÔUVE et Cie, 13, rue Racine, Paris.
